Beiträge zur Kenntniss

der

Entwickelungsgeschichte der Samen

mit besonderer Berücksichtigung

des histogenetischen Aufbaues der Samenschalen.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doctorwürde

einer hohen

philosophischen Facultät der Universität Rostock

vorgelegt von

Georg Kayser

aus Kaiserswaldau.

Berlin 1893.

Gebrüder Borntraeger

(Ed. Eggers).

Referent: Professor Dr. **Falkenberg.**

(Separat-Abdruck aus Pringsheim's Jahrbüchern für wissensch. Botanik Bd. XXV, Heft 1.)

Seinen theuren Eltern

in

dankbarer Liebe und Verehrung

gewidmet

vom Verfasser.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553619_0211

Einleitung.

Unsere gegenwärtige Kenntniss von dem anatomischen Aufbau der Samen der Blüthenpflanzen, in Sonderheit von dem Bau der Samendecken, ist das Ergebniss einer Fülle von werthvollen Arbeiten, welche (wie die Leistungen auf so vielen anderen wissenschaftlichen Gebieten) die hervorragende Bedeutung des seinem Ende sich zuneigenden „naturwissenschaftlichen Jahrhunderts" glänzend zum Ausdruck bringen. Die reiche, den Gegenstand betreffende Litteratur nur einigermassen erschöpfend behandeln zu wollen, entspräche in der That der Abfassung eines nicht wenig bedeutsamen Abschnittes aus der Gesammt-Geschichte der Botanik. Denn das Verständniss des Samenbaues verknüpft sich auf's Engste mit der Aufklärung aller morphologischen, anatomischen, physiologischen und biologischen Fragen, welche mit dem Studium der Samenanlagen bereits ihren Anfang genommen haben. Es bedarf auch hier kaum eines Hinweises, dass mit diesen Studien die grossen Probleme im engsten

Zusammenhang stehen, welche die Lehre von der geschlechtlichen Fortpflanzung gezeitigt haben und welche gegenwärtig zu einem gewissen befriedigenden Abschluss gediehen sind. Trotz alledem dürfen wir aber behaupten, dass das überaus reiche Gebiet der vergleichenden Untersuchung der Samen noch weit davon entfernt ist, in allen seinen Theilen durchforscht zu sein. Namentlich nach einer Richtung scheint es mir eines wesentlichen Ausbaues zu bedürfen. Vergleicht man nämlich besonders die Arbeiten der neueren Autoren, etwa der letzten 10—15 Jahre, so macht sich auffällig bemerkbar, dass die bereits im Jahre 1827 von Brongniart[1]) inaugurirte und nach ihm von Treviranus[2]), Mirbel[3]), und noch mehr von Schleiden[4]) betonte Unerlässlichkeit entwickelungsgeschichtlicher Forschung und zwar ganz besonders auf dem Gebiete der Samenkunde ausser Acht gelassen wurde. Den von Schleiden vorgezeichneten Weg schlagen zunächst nur Schenk[5]) und seine Schüler[6]),

---

1) Ad. Brongniart, Mémoire sur la génération et le développement de l'embryon dans les végétaux phanérogames, Paris 1827. (Annal. des scienc. nat. bot., 1. série, t. XII.)

Es heisst daselbst (cf. p. 260): „L'étude des changemens qui s'opèrent dans l'ovule depuis le moment de l'imprégnation jusqu'à l'époque où, arrivé à son état parfait, il prend le nom de graine, peut donc seule nous éclaircir sur la distinction des divers tégumens de la graine."

2) L. Ch. Treviranus, Symbolarum Phytologicarum quibus res herbaria illustratur fascic. I. Goettingae 1831.

3) Fr. Mirbel, Additions aux nouvelles recherches sur la structure et les développements de l'ovule (deuxième mémoire lu à l'academie des sciences le 28. Décembre 1829).

4) M. J. Schleiden, Grundzüge der wissenschaftl. Botanik, I. Theil, 3. Aufl., Leipzig 1850 (cf. p. 305 ff., ferner p. 409 u. 419). An letztgenannter Stelle endet Schleiden mit den Worten: „Zum Schlusse dieser gesammten morphologischen Betrachtung will ich noch einmal mein Ceterum censeo aussprechen: Ohne Studium der Entwickelungsgeschichte giebt es keine Wissenschaft der Botanik."

5) A. Schenk, „Botanische Notizen" (Würzburg. naturwissenschaftl. Zeitschrift, 2. Bd, 1861).

6) Einer gütigst ertheilten Auskunft von Seiten der Herren Professor Dr. Drude, Dr. Bachmann und Dr. Röber verdanke ich die Vollständigkeit des nachstehenden Verzeichnisses der Schüler Schenk's. Erstgenannter Herr widmete dem Andenken des Herrn Geh. Hofrath Schenk einen Nachruf in den Berichten der Deutsch. Botan. Gesellschaft.

Sempolowski[1]), Lohde[2]), Kudelka[3]), Fickel[4]), Röber[5]), Hänlein[6]) und Bachmann[7]) ein.

Ein gleiches Bestreben wie diese Autoren zeigen ferner Koch[8]), Haberlandt[9]), Voigt[10]) und neuerdings Lindau[11]), sowie von nicht deutschen Gris[12]), Chatin[13]), Delpino[14]) und Grönlund[15]). Endlich sind hier noch einige Forscher hervorzuheben, welche, wie Cramer[16]) und Magnus[17]), in Specialarbeiten anderer Tendenz

1) Sempolowski, Beiträge zur Kenntniss des Baues der Samenschalen. Inaug.-Dissert., Leipzig 1874.

2) Georg Lohde, Ueber die Entwickelungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen. Dissert., Leipzig 1874 (Schenk-Luerssen Mittheil. II. Leipz. 1875).

3) Kudelka, Ueber die Entwickelung und den Bau der Frucht- und Samenschale unserer Cerealien. (Landw. Jahrb. von Nathusius und Thiel, Berlin 1875.)

4) Fr. Fickel, Ueber die Anatomie und Entwickelung der Samenschalen einiger Cucurbitaceen, Leipzig 1874. (Botan. Zeitg. 1876, p. 738 ff.)

5) Röber, Ueber die Entwickelungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen. Reichenbach i. V. 1877. Schul-Progr. No. 464.

6) F. H. Hänlein, Bau und Entwickelung der Samenschale von Cuscuta europ. Berlin 1878.

7) E. Bachmann, Darstellung der Entw.-Gesch. u. d. Baues der Samenschalen der Scrofularineen. Halle 1881 und Nova Acta der Kaiserl. Leop. Carol. Deutsch. Akad. der Naturforsch., Bd. XLIII, No. 1.

8) Koch, Zur Entwickelungsgeschichte der Cuscuten (Verhandl. des Heidelberg. naturhistor.-medicin. Vereins), Heidelberg 1880.

9) Haberlandt, Ueber die Entwickelungsgeschichte und den Bau der Samenschale von Phaseolus. (Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien 1877, Bd. 75, I.)

10) A. Voigt, Ueber den Bau und die Entwickelung des Samens und des Samenmantels von Myristica fragrans. (Inaug.-Dissert.) Göttingen 1885.

11) G. Lindau, Zur Entwickelungsgeschichte einiger Samen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1891, Bd. IX, p. 274—279.

12) A. Gris, Note sur le développement de la graine du Ricin. (Ann. des scienc. nat., 4. série, t. XV, 1861, p. 5 ff. et t. XVII, Paris 1862, p. 312 ff.)

13) J. Chatin, Développement de l'ovule et de la graine dans les Scrophularinées, Solanées, Borraginées et Labiées. (Ann. scienc. nat., t. XIX, 5. série, 1874.)

14) Delpino, Contribuzioni alla storia dello sviluppo del regno vegetale. I. Smilacee. (Genova 1880.)

15) Grönlund, Forskellen mellan fröenes ydre udseende hos Pedicularis silvatica og P. palustris betragtet i forhold til deres udviklingshistorie. (Botanisk Tidsskrift Bd. IV.)

16) Cramer beschreibt in seiner Mittheilung: „Ueber das Vorkommen und die Entstehung einiger Pflanzenschleime“ die Entwickelung und den Bau der Leinsamen. (cfr. Nägeli u. Cramer, Pflanzenphysiol. Untersuch., Zürich 1855.)

17) P. Magnus, Beiträge zur Kenntniss der Gattung Najas L., Berlin 1870.

auf die Entwickelung und den Bau der Samen einzelner Pflanzenarten eingehen.

Viel grösser finden wir indessen (namentlich in den letzten Jahren, wie ich bereits hervorhob) die Anzahl derjenigen Autoren, welche ohne Berücksichtigung der Entwickelungsgeschichte den Bau reifer Samen bezw. der Samenschalen erörtern. Ich greife aus der reichen hierher gehörigen Litteratur nur einige der neueren Arbeiten heraus, wie diejenigen von Berg[1]), Schroeder[2]), Strandmark[3]), Gressner[4]), Schumann[5]), Herlant[6]), Chalon[7]), v. Höhnel[8]), Nobbe[9]), Beck[10]), Godfrin[11]), Marloth[12]), Pirotta[13]), Kjaerskou[14]), Harz[15]), Jumelle[16]), Tschirch[17]), Zoebl[18]), Holfert[19]) u. A.

Der Verfasser geht auf Seite 41—45 ausführlich auf die Entwickelungsgeschichte der Samenschalen verschiedener Najas-Arten ein.

1) Berg, Anatomischer Atlas zur pharmaceutischen Waarenkunde. Berlin 1869.

2) Schroeder, Untersuchung der Samen der Brassica-Arten. Landw. Versuchsstationen, Bd. XIV, 1871.

3) J. Edv. Strandmark, [Bidrag till kännedomen om fröskalets byggnad. Dissertat. Lund, 1874.

4) Gressner, Zur Keimungsgeschichte von Cyclamen. (Botan. Ztg. 1874.)

5) Schumann, Bau der Samenschale von Canna. (Botan. Ztg. 1874, p. 190.)

6) Herlant, Caractères microscopiques de quelqu. graines officinales, Bruxelles.

7) Chalon, La graine des Légumineuses. Mons 1875.

8) Höhnel, Morphologische Untersuchungen über die Samenschalen der Cucurbitaceen und einiger verwandten Familien. Wien 1876.

9) Nobbe, Handbuch der Samenkunde. Berlin 1876.

10) Beck, Die Samenschale einiger Leguminosen. (Sitzungsber. d. k. k. Acad. d. Wiss. zu Wien 1878, Bd. 77, I.)

11) Jul. Godfrin, Étude histologique sur les téguments séminaux des Angiospermes. Nancy 1880.

12) R. Marloth, Mechan. Schutzmittel der Samen. (Engl. Botan. Jahrbüch. 1883, Bd. IV, p. 225 ff.)

13) R. Pirotta, Sulla struttura del seme nelle Oleacee. (Annuario R. Istit. bot. di Roma, Vol. I, part. 1, Roma 1884.)

14) H. Kjaerskou, Sur la structure du test de quelques sortes de „Colza indien". (Botanisk Tidsskrift, Bd. XIV, 1885).

15) O. Harz, Landwirthschaftliche Samenkunde. Berlin 1885.

16) H. Jumelle, Sur les graines à deux téguments. (Bull. Soc. bot. de France, t. XXXV, 1888).

17) A. Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie. Wien und Leipzig 1889.

18) A. Zoebl, Der anatomische Bau der Fruchtschale der Gerste. (Verhandl. Naturf. Ver. Brünn, Bd. XXVII, p. 1—26.)

19) J. Holfert, Die Nährschicht der Samenschalen. Flora 1890, p. 279 ff.

Vergleicht man diese chronologisch geordnete Liste, so drängt sich unmittelbar die Empfindung auf, dass bei allem Verdienst, welches diesen letzterwähnten Arbeiten gebührt, doch in der gründlichen Kenntniss der Samen eine wesentliche Lücke eintreten musste. Diese Empfindung steigert sich, je tiefer man in die angeführte Litteratur eindringt. Es tragen dazu wesentlich die grösseren zusammenfassenden Werke bei, welche fast ausschliesslich Erzeugnisse deutschen Fleisses sind und in denen leider die Entwickelungsgeschichte unverhältnissmässig wenig, zum Theil gar nicht zum Ausdruck gebracht wird. In Folge dessen finden sich in ihnen vielfache Irrthümer verzeichnet, welche bei Berücksichtigung der Histogenese kaum untergelaufen wären. Hierzu kommt, dass auch die entwickelungsgeschichtlich gehaltenen Arbeiten zum grossen Theile noch einer Vertiefung bedürfen.

Ich unternahm es daher auf die freundliche Anregung des Herrn Dr. Carl Müller eine Reihe von Samen einer möglichst eingehenden, entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung zu unterwerfen. Nachdem ich bereits im Laufe des Winter-Semesters 1890/91 eine selbstständige Thätigkeit in der angegebenen Richtung begonnen hatte, zog ich es im Interesse der intensiveren Bearbeitung vor, mich ausschliesslich meiner Aufgabe zu widmen. Hierzu gab mir Herr Professor Kny die entsprechende Gelegenheit, indem er mir in liebenswürdigster Bereitwilligkeit gestattete, meine Studien im pflanzenphysiologischen Institut der hiesigen königl. Universität fortzusetzen. Herrn Professor Kny spreche ich hierfür, sowie für die mannigfachen Rathschläge und das stete freundliche Interesse, welches er dem Fortgang meiner Arbeiten entgegenbrachte, den innigsten Dank aus.

In gleicher Weise fühle ich mich Herrn Privatdocenten Dr. Müller zu besonderem Danke verpflichtet für die liebenswürdige und dauernde Unterstützung, welche er mir während der Zeit meines Arbeitens im genannten Institute zu Theil werden liess.

Mit gütiger Erlaubniss des Herrn Professor Engler verschaffte ich mir das zur Untersuchung benutzte Material aus den Beständen des hiesigen königl. botanischen Gartens. Ferner unterstützten mich die Herren Professor Magnus und Dr. Pax mit Litteratur sowie mit werthvollen Materialien. Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen genannten Herren an dieser Stelle meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Während der drei Semester, welche ich meinen Untersuchungen widmete, erschienen mehrere Arbeiten, welche das von mir gewählte Thema berührten, zum Theil dieselben Familien behandelten, vor Allem aber genau mit derselben unverkennbaren Absicht unternommen waren, die Entwickelungsgeschichte als den allein zum Ziel führenden Weg der Aufklärung wieder in den Vordergrund treten zu lassen. Es war mir dies um so erfreulicher, als ich darin den Beweis erblicken durfte, dass ich mich auf dem richtigen Wege befand. Zunächst wurden in der „Revue générale de Botanique, T. III, 1891" von Marcel Brandza eine Reihe Mittheilungen unter dem Titel „Développement des téguments de la graine" veröffentlicht. Das Erscheinen dieser Arbeit veranlasste mich, im Sitzungsbericht der „Pharmaceutischen Gesellschaft" vom 14. Mai 1891 eine vorläufige Mittheilung zu bringen: „Ueber das Verhältniss der Integumente der Samenanlagen zu den Samendecken der reifen Samen." Ich legte in dieser Mittheilung speciell meine Untersuchungen über die Samen der Umbelliferen nieder, welche übrigens von Brandza unberührt gelassen wurden. Später veröffentlichte E. Tanfani[1]) im „Nuovo Giornale Bot. Ital." eingehende und interessante Beobachtungen über Frucht und Samen der Apiaceen. Er hebt in seinen Ausführungen ausdrücklich hervor, dass so viele Forscher, von denen die Entwickelungsgeschichte nicht berücksichtigt worden, die thatsächliche Grenze zwischen Fruchtwandung und der Testa der reifen Samen verfehlt und dementsprechend falsche Ansichten verbreitet hätten[2]).

Die vorzüglichsten Darstellungen in dem von mir angestrebten Sinne gab jedoch Alph. Meunier[3]) in zwei von äusserst sorgfältig ausgeführten Tafeln begleiteten Specialarbeiten über Samendecken der Cyclospermeen und Papaveraceen, welche in den Jahren

1) E. Tanfani, Morfologia ed istologia del frutto e del seme delle Apiacee. (Nuovo Giornal. Botan. Ital., Vol. XXIII, No. 3, p. 451.)

2) Analoge Missgriffe in der Deutung sind auch früher schon mehrfach berichtigt worden. So hat nach den Angaben von Magnus (cfr. loc. cit., p. 6) erst Arth. Gris die eigentliche Grenze zwischen Samen und Pericarp von Najas festgestellt.

3) Alph. Meunier, Les téguments séminaux des Cyclospermées, 1. Partie. Extr. de la revue „La Cellule", t. VI, 2. fascicule. Louvain 1890.

Alph. Meunier, Les téguments séminaux des Papaveracées. Extr. de la revue „La Cellule", t. VII, 2. fascicule. Louvain 1891.

1890 und 1891 in der Revue „La Cellule“ zum Abdruck gelangten. In der letztgenannten Arbeit unterzieht Meunier die Brandza'schen Untersuchungen einer herben Kritik, die mir insoweit berechtigt erscheint, als man Brandza den Vorwurf einer allzu cursorischen Behandlung des Gegenstandes nicht ersparen kann. Auch ich halte es im Interesse einer gründlichen Aufklärung der Thatsachen für vortheilhafter, nur wenige Familien, bezw. einzelne Vertreter solcher, eingehend entwickelungsgeschichtlich zu untersuchen und habe darin das Ziel meiner Arbeit erblickt.

Was die folgende Darstellung betrifft, so behandelt dieselbe sowohl Samen, welche aus einer Anlage mit nur einem Integument (Umbelliferae und Convolvulaceae) als auch Samen, welche aus Anlagen mit zwei Integumenten (Onagraceae, Sapindaceae, Tropaeolaceae) hervorgehen. Ich lege diesen Gesichtspunkt der Eintheilung des speciellen Theiles zu Grunde.

Specieller Theil.

A. Samen aus Anlagen mit nur einem Integument.

I. Umbelliferae.

Bekanntlich entwickeln sich die Umbelliferenfrüchte aus einem unterständigen, zweifächerigen, aus zwei medianen Carpiden gebildeten Fruchtknoten. Jedes Fruchtfach umschliesst eine vom oberen Innenwinkel herabhängende, anatrop-epitrope Samenanlage[1]), deren Nucellus von nur einem, gewöhnlich mächtig entwickelten Integumente umhüllt wird. Ich habe die Entwickelung der Samenanlage eingehend für

Foeniculum capillaceum Gilib.

verfolgt. Im jugendlichen Stadium (Taf. IV, Fig. 1) zeigt die-

1) Betreffs der von mir befolgten Nomenclatur schliesse ich mich C. Müller (cfr. Medicinalflora, Berlin 1890, p. 29 ff.) an. Insbesondere gilt dies bezüglich der von Agardh eingeführten Bezeichnungen epitrop und apotrop, welchen C. Müller noch die Unterscheidung von pleurotrop hinzufügt. Man umgeht hierbei die schwerfälligen, noch vielfach üblichen Beschreibungen, wie „hängende Samenanlage mit nach innen gewandter (ventraler) Raphe und nach aussen und oben gewandter Mikropyle“ und ähnliche.

selbe einen relativ langen Funiculus, welcher sich an seinem unteren Ende zu dem ca. 20 Zellschichten umfassenden Integument erweitert. Dasselbe krümmt sich schon frühzeitig (Taf. IV, Fig. 2) so nach aussen gegen die Fruchtknotenwand, dass der verhältnissmässig kleine, fast cylindrische Nucellus senkrecht zur Richtung des Funiculus zu stehen kommt. Bei der weiteren Entwickelung tritt die epitrop-anatrope Krümmung schrittweise deutlicher hervor, bis endlich die völlige Anatropie der Samenanlage hergestellt ist.

Schon frühzeitig zeigt sich im Nucellus der grosse Embryosack, welcher nur von einer einzigen Schicht des Nucellargewebes überzogen ist. In der fertigen Samenanlage ist auch diese Schicht völlig resorbirt, so dass der Embryosack unmittelbar von dem Integumente umschlossen wird[1]). Ein derartiges frühzeitiges Verdrängen einer einzigen Nucellargewebeschicht ist auch von Strasburger[2]), Koch[3]) und Kny[4]) für die Entwickelung der Samenanlage von Monotropa Hypopitys L. angegeben worden. Nach stattgehabter Befruchtung entwickelt sich im Embryosack reichlich fleischiges Endosperm, in welchem der mit dem Würzelchen nach oben schauende kleine Keimling nahe dem Mikropyleende eingebettet liegt. Mit der schnell fortschreitenden Massenzunahme des den Embryosack völlig ausfüllenden Endosperms tritt, bei allen Umbelliferen im Wesentlichen übereinstimmend, die Resorption der parenchymatischen Gewebe des Integumentes ein.

Die Ursache der Resorption ist auf zwei Umstände zurückzuführen, welche in Correlation mit dem Wachsthum des Endosperms stehen. Einerseits entzieht dasselbe die für sein Wachsthum benöthigten plastischen Stoffe der ihm zunächst anliegenden Integumentschicht, und während diese ihrer Inhaltsstoffe beraubt wird, verarmen auch schrittweise die nach aussen folgenden Parenchymschichten an Nährstoffen. Ist schon hierdurch den letzteren die Möglichkeit zum Collabiren gegeben, so wird (und das ist das anderseitige Moment)

---

1) Ob zwischen dem Integumente und der Membran des Embryosackes noch Membranreste des resorbirten Nucellargewebes vorhanden sind, lässt sich mit Sicherheit nicht feststellen, ist jedoch durchaus wahrscheinlich.

2) Strasburger, Befruchtung und Zelltheilung, Jena 1878, p. 34 und Taf. III, Fig. 105—108.

3) Koch, cfr. Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XIII, p. 219.

4) Cfr. Kny, Botan. Wandtafeln, VIII. Abtheil., Taf. 81 und Text, p. 357.

durch das Zusammenwirken von radialem und dem damit verknüpften peripherischen Drucke das inhaltslose Integumentgewebe zusammengepresst[1]).

Die vor dem Endosperm her fortschreitende Resorption ergreift nach und nach alle peripheriewärts folgenden Schichten des Integuments, bis endlich sämmtliche Innenschichten des Integuments, mit Ausschluss der das einfache Raphebündel umgebenden, vernichtet sind. Es bleibt nur eine einzige Schicht erhalten, welche mit der äusseren Epidermis des ursprünglichen Integumentes identisch ist (Taf. IV, Fig. 3).

Was nun das das Raphebündel umgebende Gewebe auf der Fugenseite des Samens anbetrifft, so wird auch dieses seiner Inhaltsstoffe beraubt und trocknet in alten ausgereiften Samen zu einer gewöhnlich bräunlichen Masse zusammen, ohne dass eine vollständige Resorption unter Zusammendrücken der Zellwände eintritt. Bemerkenswerth ist aber, dass sich mit wenigen Ausnahmen bei allen Umbelliferen die nunmehr als Samenhaut fungirende Epidermis des Integuments lückenlos der inneren Epidermis des den Samen umschliessenden Pericarps anlegt. Dieses enge Anschmiegen des Samens an das Pericarp wird natürlich durch die Volumenzunahme der Samenanlage auf ihrem Wege zur Samenbildung bedingt. Beschränkt man sich nun darauf nur reife Samen, namentlich auf Querschnitten, zu untersuchen, so erhält man häufig den Eindruck, als bilde die innere Epidermis des Pericarps zusammen mit der Epidermis des Integuments eine zweischichtige Samenschale. Da nun häufig die Innenepidermis des Pericarps durch kräftigere Wände oder durch Einlagerung von Farbstoffen noch deutlicher hervortritt als die sich schwächer bräunende Epidermis des Integuments, so ist die letztere vielfach übersehen oder doch nicht richtig gedeutet worden. Die erste Aufklärung verdanken wir G. Jochmann[2]), welcher bei der Besprechung der Integumentresorption (cfr. loc. cit., p. 24) angiebt: „Dum totum integumentum resorbitur, ejus epithelium solum

1) Auf Grund derartiger Resorptionserscheinungen hat Tschirch die dem Untergange anheimfallenden Schichten der Samenanlage als „Nährschicht“ bezeichnet (cfr. Angewandte Pflanzenanatomie, p. 459). Die Untersuchung derselben bildet den Gegenstand der oben citirten ausführlichen Arbeit von Holfert.

2) G. Jochmann, De Umbelliferarum structura et evolutione nonnulla. Inaug.-Dissertat. Vratislav. 1854.

restat“ ..... „Nascitur inde membranula .... quae tamen re vera sola totius testae vire fungitur“. Dieser Aufklärung entsprechen die Darstellung und die Abbildungen, welche Harz in seinem „Handbuch der Samenkunde“ (cfr. p. 1032 ff.) giebt. Wenn in einigen Figuren zwischen der Innenepidermis des Pericarps und der als Testa fungirenden Integumentepidermis ein Zwischenraum gelassen ist, so geschah dies wohl aus didactischen Rücksichten. Aus den im Uebrigen sehr schön ausgeführten Querschnittsbildern durch die Mericarpien von Conium, Foeniculum und der Ajowanfrucht, welche Tschirch in seiner „Angewandten Anatomie“ (cfr. Fig. 549, 567 und 579) bietet, ist der Gegensatz zwischen Pericarp und Testa nicht ersichtlich.

Ist die Epidermis des Integuments, wie es bei der Mehrzahl der Umbelliferen zutrifft, aus tangential, stark abgeplatteten Zellen ohne beträchtliche Wandverdickungen gebaut, so können dieselben im reifen Samen, namentlich auf der Rückenseite desselben, durch den Druck gegen das Pericarp so flach werden, dass die tangentialen Innen- und Aussenwände sich gegenseitig berühren. Die Testa ist an diesen Stellen also auf ein anscheinend structurloses Häutchen reducirt. Ein völliges Schwinden konnte ich nie beobachten. Deshalb sind die von L. Courchet gegebenen Abbildungen von Foeniculum und Aethusa Cynapium[1]) als direct falsch zu bezeichnen. Wie ich durch meine Untersuchung die Jochmann'schen Angaben durchaus bestätigen konnte, so stimmt auch Tanfani in seiner Darstellung mit Jochmann überein[2]). Umsomehr muss es auffallen, dass auf den vier die Tanfani'sche Arbeit begleitenden Tafeln das punctum saliens verfehlt worden ist. Nur in zwei Figuren [cfr. loc. cit. Taf. 5, Fig. 8 (Chaerophyllum aureum L.) und Taf. 6, Fig. 2 (Conium maculatum L.)] tritt der wahre Sachverhalt klar hervor.

Was nun die Aussparung des Parenchymgewebes auf der Rapheseite der Umbelliferensamen betrifft, so steht dieselbe mit der Entwickelung des Endospermkörpers im engsten Zusammenhange.

---

1) Lucien Courchet, Les Ombelliferes. Montpellier 1882, pl. III, Fig. 6, 7 und 8.

2) Cfr. cit. loc. p. 466.

Dass die ausführliche Arbeit von Tanfani im Jahre 1891 nach meiner citirten vorläufigen Mittheilung erschien, habe ich schon oben berührt.

Es mag hier zunächst darauf hingewiesen werden, dass der Endospermkörper nicht immer auf den Querschnitten die centrale Gewebemasse des jungen Samens ausmacht. Im Grossen und Ganzen zeigt sich vielmehr eine Neigung zu excentrischer Lagerung derart, dass der Endospermkörper der Dorsalseite des Samens genähert ist. Am auffälligsten tritt diese Excentricität bei der Samenentwickelung von Myrrhis odorata L., überhaupt bei allen der Gruppe der Campylospermae angehörigen Umbelliferen hervor. Bei letzteren sieht man die der Fruchtscheidewand zugekehrte Endospermfurche von dem Parenchymgewebe vollständig ausgefüllt, so dass es den Gedanken an einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Ausbildung des Endosperms und jenes Parenchyms nahe legt. Ein entscheidendes Urtheil lässt sich jedoch nicht geben. Man wird zunächst anzunehmen geneigt sein, die Parenchymmasse stehe in Abhängigkeit von der Form, in welcher sich das Endosperm unter den angeführten Resorptionserscheinungen ausbildet. Damit ist dann durchaus noch nicht erklärt, warum das Endosperm nicht auch längs der Innenfurche die Resorption bewirkt. Mechanische Gründe verhindern die Resorption jedenfalls nicht, da das ausgesparte Parenchym nicht anders gebaut ist, als das der Resorption anheimfallende. Auch physiologische Gründe können für ein ungleiches Verhalten der Innen- und Aussenseite des Endospermkörpers kaum geltend gemacht werden. Höchstens könnte man daran denken, dass der Gasaustausch und die Sauerstoffzufuhr durch die Aussenwand des Pericarps leichter möglich sei, als durch das Griffelpolster und die Fugenwände.

Umgekehrt lässt sich aber auch annehmen, dass die Endospermfurche in ihrer Gestalt bedingt wird durch die Eigenschaften des sie ausfüllenden Gewebes; denn dieses würde ja zunächst von den abweichenden Bedingungen für Gasaustausch und Sauerstoffzufuhr betroffen werden. Mir scheint es aber von principieller Bedeutung zu sein, dass in dem Parenchymgewebe das Raphebündel verläuft, und es kann nicht bezweifelt werden, dass durch dasselbe ein gewisses Quantum der für die Endosperm- und Embryoentwickelung benöthigten Stoffe dem heranreifenden Samen zugeführt wird. Beginnt nun die Resorption durch das Endosperm, so wird dem vom Raphebündel abgekehrten, also der Aussenwand des Pericarps zugewandten Integumentgewebe die Zufuhr der plastischen Stoffe beschränkt bezw.

abgeschnitten, während das durch beständige Stoffzufuhr bereicherte Gewebe der Rapheseite natürlich schwerer erschöpft wird. Für diese letztere Annahme sprechen später zu erörternde Verhältnisse, wie ich sie bei Ipomoea purpurea L. beobachtet habe, ganz besonders aber der Umstand, dass sich trotz der weitgehendsten Resorption das Raphebündel bis zuletzt erhält.

Vor der Hand wird man natürlich keine der beiden besprochenen Möglichkeiten als die allein richtige ansehen dürfen, und wir müssen es mit der Ansicht bewenden lassen, dass die Ausbildung der mehr oder weniger tiefen Endospermfurche und das Erhaltenbleiben des sie ausfüllenden Parenchymgewebes in „Correlation" zu einander und zu dem Verlaufe des Raphebündels stehen. Seiner Entwickelung nach könnte man das Parenchym als Perisperm bezeichnen, obwohl es besser ist, diesen Begriff ausschliesslich auf Reservestoffe speichernde Reste des Nucellus zu beschränken. Dass das erwähnte Parenchym und das Raphebündel erhalten bleiben, ist schon von Jochmann richtig angegeben worden, indem sich derselbe (cfr. loc. cit., p. 24) mit folgenden Worten äussert: „raphe parenchyma .... non accurate ab integumenti parenchymate distinctum est. Non tamen resorbetur, sed restat et maturo semine plerumque arescit". Im Anschluss hieran verweist er auf die von der Gestaltung des Endosperms abhängige Form bei den Campylospermen. Um so auffälliger muss es erscheinen, dass Courchet noch 1882 (cfr. loc. cit., p. 49) das Parenchym als dem Pericarp angehörig bezeichnet und dasselbe in Fig. 5 auf Taf. III dementsprechend andeutet.

Meine obigen Mittheilungen stützen sich auf die Untersuchungen von

I. Orthospermae.

Ammieae.

Carum Carvi L. Pimpinella Anisum L. Bupleurum rotundifolium L. Petroselinum sativum Hoffm.

Seselineae.

Foeniculum capillaceum Gilib. Oenanthe Phellandrium Lam. Aethusa Cynapium L.

Peucedaneae.

Anethum graveolens L.

II. Campylospermae.

Caucalineae.

Cuminum Cyminum L. Scandix pecten veneris L. Myrrhis odorata (L.) Scop.

III. Coelospermae.

Coriandrum sativum L.

Betreffs der aus diesen Einzeluntersuchungen sich ergebenden Resultate sind nur wenige Punkte beachtenswerth. Ein völliges Schwinden des Parenchymrestes fand ich bei Oenanthe, Aethusa, Scandix und Coriandrum. Eine minimale Andeutung desselben bei Anethum und Petroselinum. In den übrigen Fällen war der Parenchymrest mehr oder weniger umfangreich. Gewöhnlich ist die ihn überziehende Epidermis zartwandiger als an den Stellen, wo sie im reifen Samen dem Endosperm unmittelbar aufliegt. Bei Foeniculum tritt die Raphe in der Mediane des Samens abgesetzt wulstförmig hervor, weshalb gewöhnlich zu beiden Seiten derselben der Same der Fugenwand nicht eng anliegt (Taf. IV, Fig. 3). Bei Myrrhis hängt der Same an einem ausserordentlich langen Funiculus völlig frei im Fruchtfach. Es tritt hier also keine Vereinigung zwischen Pericarp und Samenhaut ein. Tanfani hat übrigens bei einigen Campylospermen in dem reich entwickelten Rapheparenchym ölführende Secretkanäle beobachtet. Bezüglich dieser Fälle möchte ich auf die citirte Arbeit verweisen. Dieselbe erhält insofern noch einen erhöhten Werth, als ihr eine sorgfältige Zusammenstellung der bisher erschienenen und recht umfangreichen Litteratur über die Familie der Umbelliferen vorangeht. Eine gute historische Uebersicht, vom Jahre 1763 beginnend, findet sich auch in der Dissertation von Bartsch[1]), in welcher der Verfasser den anatomischen Bau einiger Umbelliferenfrüchte bespricht, ohne indessen auf ihre Entwickelung näher einzugehen, wie aus der Fassung des Titels seiner Dissertation vermuthet werden sollte.

---

1) Eugen Bartsch, Beiträge zur Anatomie und Entwickelung der Umbelliferenfrüchte. I. Theil. Von der Blüthe bis zur Fruchtreife. Inaug.-Dissert. Breslau 1882.

II. Convolvulaceae.

Der Bau der Samenschale bei der Familie der Convolvulaceen ist von Strandmark[1]), Lohde[2]), Harz[3]) und Holfert[4]) untersucht und beschrieben worden. Ueber den morphologischen Aufbau des Gynaeceums und der reifen Samen geben die bekannten systematischen Werke, besonders Baillon's „Histoire des plantes", bis auf einige Punkte genügenden Aufschluss.

Bei der von mir zunächst zur Untersuchung herangezogenen

Ipomoea purpurea L.,

deren Fruchtknoten bekanntlich, abweichend von den übrigen Convolvulaceen, aus drei syncarpen Fruchtblättern besteht, enthält jedes Fach zwei collaterale, im unteren Innenwinkel eingefügte, aufsteigend anatrop-apotrope Samenanlagen. Ueber die Gestalt dieser Anlagen, ihre Insertion, die Lage der Mikropyle und die Ausbildung des nach der allgemeinen Regel für die Sympetalen einfachen Integumentes liegen keinerlei für das Verständniss genügende Angaben vor. Ich finde nur bei Baillon (cfr. Histoire des plantes, t. V, p. 305) die Fussnote: „Avec un tégument unique, incomplet". Lohde, Strandmark, Harz und Holfert erwähnen die Mikropyle und auch die Abgrenzung des Integumentes gar nicht, obwohl für eine entsprechende Aufklärung des Samenbaues die genaue Kenntniss der einschlägigen Verhältnisse unumgänglich nothwendig ist.

Die Insertion der Samenanlage weicht von den bisher bekannten typischen Fällen beträchtlich ab. Auf genau median geführten Längsschnitten sieht man einen schwach gekrümmten, verhältnissmässig schmalen Funiculus, welcher sich besonders bei halbreifen Samen im scharfen Winkel gegen die Raphekante absetzt. Auf der vorderen, der Mikropyleseite, steigt die Grenzlinie des Funiculus fast senkrecht auf, um unter scharfer Krümmung als Grenzlinie des Integuments umzuwenden und gegen die Mikropyle bezw. über diese hinaus bis zum unteren Scheitel der Samenanlage abzusteigen (Taf. IV, Fig. 4, 5). Unmittelbar hinter dieser Grenzlinie wölbt

1) Strandmark, cfr. loc. cit., p. 31 u. 32.
2) Lohde, cfr. loc. cit., p. 67—72.
3) Harz, cfr. loc. cit., p. 753.
4) Holfert, cfr. loc. cit., p. 308.

sich (unterhalb des Funiculus liegend) ein Gewebepolster hervor, dessen Zellen eine gleiche Beschaffenheit wie die des leitenden Gewebes des Griffels zeigen. Letzteres setzt sich durch die Mittelsäule des Fruchtknotens unmittelbar in das Polster fort. Da nun das Polster die Mikropyle überdeckt, so ist dasselbe zweifellos als ein „Obturator" zu deuten und ein analoges Gebilde, wie die Obturatoren der Euphorbiaceen. Besonders interessant ist aber die Thatsache, dass der Funiculus zu beiden Seiten des Polsters derartig mit dem Integument durch eine Gewebebrücke verwächst, dass das Polster gleichsam wie in einer nach unten geöffneten Tasche eingeschlossen ist. Diese etwas complicirten räumlichen Verhältnisse werden übrigens durch die weiterhin folgende Betrachtung der Querschnitte noch leichter verständlich werden. Ich bemerke jedoch schon hier, dass bereits vor der Samenreife die Seitenwände der Tasche einreissen und unter Vernarbung als zwei seitliche Kanten nach dem unteren Scheitel des Samens verlaufen. Die zwischen ihnen liegende concave Fläche werde ich als Innenfläche des Samens bezeichnen.

Untersucht man die Samenanlagen in ganz jungen Blüthenknospen, welche noch so wenig entwickelt sind, dass noch nicht einmal die Krone zwischen den deutlich nach $^2/_5$-Stellung sich deckenden Kelchblättern sichtbar ist, so sieht man in der oberen Hälfte der Anlage einen unverhältnissmässig kleinen cylindrischen, nach der Mikropyle abgerundeten Nucellus, aus zarten, langgestreckten Zellen bestehend. Derselbe wird aber bald durch den weitlumigen Embryosack ersetzt, welcher, wie bei den Umbelliferen, frühzeitig das gesammte ihn umhüllende Nucellargewebe resorbirt, so dass zur Zeit der Empfängnissreife der Embryosack unmittelbar von dem dickfleischigen Integumente umhüllt wird[1]).

Für die fernere Entwickelung der Samenschale kommt also nur noch das Integument in Betracht. — Die fertig entwickelte Samenanlage (Taf. IV, Fig. 4) lässt bereits ein einfaches durch den Funiculus eintretendes Raphebündel erkennen. Das vielschichtige Integument ist jetzt mit Stärkekörnchen dicht erfüllt. Besonders gilt dies von seinem centralen Theile, welchen man bei mässig dicken

1) In den jüngsten der von mir beobachteten Zustände der Samenanlagen war die Mikropyle noch weit geöffnet.

Schnitten als einen fast schwarzen Streif von der Chalaza bis dicht zur Mikropyleöffnung verfolgen kann. Durch Einwirkung sehr verdünnter alkoholischer Kalilauge verquoll die Stärke in den peripherischen Schichten vollständig. Hierdurch trat der schwarze Mittelstreif in der Anlage noch schärfer hervor und legte sogar den Gedanken nahe, dass der Nucellus möglicher Weise in der Verlängerung des Embryosackes eine langgestreckte Kernwarze bilde. Bei der Zufügung stärkerer wässeriger Kalilauge verschwand jedoch durch das Verquellen der Stärke der schwarze Streif und zeigte nun die Mikropyle als einen äusserst feinen, fast linienförmigen Kanal, welcher sich in der Mediane der Anlage unter bogigem Verlaufe gegen den unter dem Funiculus gelegenen Obturator wendet. Die Mikropyle liegt mithin nicht an der äussersten untersten Spitze der Samenanlage [1]).

Die Anthese der Ipomoeablüthen beschränkt sich bekanntlich nur auf wenige Morgenstunden. Ich untersuchte nun befruchtete Samenanlagen etwa 24 Stunden nach der Anthese und konnte die Pollenschläuche in ihrem Vordringen durch das leitende Gewebe und den sich daran anschliessenden Obturator verfolgen. Ich sah auch wiederholt die Pollenschlauchspitze sich in die Mikropyle einzwängen, und in anderen Fällen setzte sich der Pollenschlauch im Mikropylekanal bis an die Spitze des Embryosackes fort. Auch an ziemlich weit entwickelten Samen, welche den Embryo mit dem keulenförmigen Suspensor in der Embryonalhöhle zeigten (Taf. IV, Fig. 5), lässt sich die Mikropyle deutlich erkennen, weil sich der vom Plasma entleerte Pollenschlauch streckenweise mit gummiartigen Inhaltsmassen füllt [2]). In Spiritus-Material macht sich die Gegend des

1) Der beobachtete schwarze Centralstreif wird, wie sich durch die Behandlung mit Kalilauge herausstellte, durch zwei den Mikropylekanal umgebende Zellschichten gebildet, deren langgestreckte Zellen mit Stärke lückenlos erfüllt sind.

2) Die Ausscheidung solcher Massen in Pollenschläuchen ist schon mehrfach beobachtet. Cfr. hierzu:

Strasburger, Botan. Practicum, Jena 1884, 2. Aufl. 1887, p. 505, ausführlicher in „Befruchtung und Zelltheilung", p. 22.

Degagny, Sur le tube pollinique, son rôle physiologique, réaction nouvelle des dépôts improprement appelés bouchons de cellulose. — Comptes rendus. Paris 1886, t. CII, p. 230—231.

Tomaschek, Ueber die Verdickungsschichten an künstlich hervorgerufenen Pollenschläuchen von Colchicum autumnale. Botan. Centralblatt 1889, No. 27/28 (Bd. XXXIX, No. 1/2), p. 1—5.

Exostoms durch eine bräunliche Färbung bemerkbar, welche den Ort der Mikropyle kennzeichnet, auch wenn dieselbe nicht median durchschnitten wurde.

Die Gesammtform der Samenanlage ist nunmehr die eines Kugelsectors, dessen sphärische, der Raphe gegenüberliegende Fläche ich als Aussenfläche im Gegensatz zu den Seitenflächen bezeichnen will. Diese letzteren treffen im Centrum der Frucht unter einem Winkel von nahezu 60° zusammen, um hier die Raphekante zu bilden[1]).

Querschnitte durch ältere Samenanlagen zeigen sich (abgesehen von dem unterhalb des Funiculus liegenden Abschnitte) bis zur völligen Samenreife als gleichschenklige Dreiecke, deren Spitze der Raphe, deren Schenkel den Seitenflächen und deren bogig gekrümmte Basis der Aussenfläche des Samens entspricht (Taf. IV, Fig. 7—9).

Will man sich über die Morphologie der halbreifen und reifen Samen unterrichten, so sind Längs- und Querschnittsbilder zu Rathe zu ziehen. Entfernt man die Samenschale einer der Seitenflächen, so wird das bei reifen, ausgetrockneten Samen hornartige, in halbreifen oder in Wasser gequollenen Samen schleimige Endosperm blossgelegt. Von diesem lässt sich eine der Seitenfläche entsprechende Lamelle abheben, wodurch die seitlichen Lappen der gekrümmten Kotyledonen freigelegt werden. Die Kotyledonen liegen unmittelbar aufeinander. Entfernt man die Kotyledonarlappen, so trifft man wiederum auf eine Endospermlamelle. Das Endosperm überdeckt mithin die Aussenseiten beider Kotyledonen. Nimmt man auch die letzterwähnte Endospermlamelle fort, so wird das Würzelchen, die mittlere Parthie der Kotyledonen und eine weit von der Raphe aus in das Sameninnere vorspringende Scheidewand, ein Septum, freigelegt (Taf. IV, Fig. 6).

Noch besser ist diese Scheidewand auf median geführten Längsschnitten zu beobachten. Solche Medianschnitte (Taf. IV, Fig. 5) zeigen, dass das Raphebündel am oberen Ende der Nabelfläche aus dem Funiculus in die Samenanlage eintritt. Dasselbe verzweigt sich dann unmittelbar nach seinem Eintreten in der Weise, dass es einen Hauptstrang, längs der Raphekante dicht unter der Oberfläche

1) Der Winkel 60° ergiebt sich wegen des Vorhandenseins der sechs Samenanlagen. Bei den bicarpellaten Convolvulaceen muss die Raphekante natürlich 90° ausmachen, so bei der im Folgenden besprochenen Ipomoea sibirica Jacq.

verlaufend, nach oben sendet. Dieses Bündel, welches ich im Gegensatz zu den weiteren Verzweigungen mit „Aussenbündel“ bezeichnen werde, folgt der Aussencontour des Samens bogig über den Scheitel hinweg, wendet dann, in der Mediane abwärts steigend, um und lässt sich dicht unter der Aussenfläche bis an die untere Spitze des Samens verfolgen. Ein zweiter Ast des Raphebündels dringt aber, schief in der Mediane aufsteigend, in das Innere des Samens ein, um am Scheitel desselben mit kurzer Krümmung in das vorerwähnte Aussenbündel einzumünden. Ob dieses „Innenbündel“ als ein einfaches, oder als aus der Vereinigung von zwei parallel dicht nebeneinander verlaufenden hervorgegangen zu betrachten ist, lasse ich dahingestellt. Die Frage ist deshalb schwer zu entscheiden, weil häufig mitten durch dieses Bündel ein Spalt verläuft, welchem die Tracheïden unmittelbar anliegen. Auf Querschnitten sieht man häufig die Bündelmasse rechts und links vom Spalte liegen.

An der Basis dieses Innenbündels zweigt sich ein kurzer, gegen die Mikropyle gerichteter Bündelast ab, welcher unter bogigem Verlauf sich bald wiederum dem Innenbündel nähert und mit ihm verschmilzt. Die dadurch gebildete Schleife wird durch eine Queranastomose mit dem Innenbündel verankert.

Die erwähnte mediane Scheidewand oder das Septum entsteht in der Weise, dass der Embryosack (bezw. die die Embryonalhöhle erfüllende Flüssigkeit) vom Mikropyletheil aus das Innengewebe verzehrt, wodurch die Höhlung für die Radicula in der Richtung gegen die untere Spitze des Samens und der Raum für die vom Endosperm umgebenen gekrümmten Kotyledonen geschaffen werden. Bei diesem Processe wird das Mittelfeld zwischen der Raphekante und dem Innenbündel verschont, während das Gewebe rechts und links von diesem Felde resorbirt wird.

Da nun vom ausgesparten Septum der Same nach beiden Seiten symmetrisch gebaut ist, so ergeben die Querschnitte vom Scheitel des jungen Samens nacheinander die auf Taf. IV, Fig. 7—9 gezeichneten Bilder.

Dicht unter dem Scheitel durchsetzt das Septum den Querschnitt von der Raphekante ununterbrochen bis zur Mitte der gegenüberliegenden Aussenfläche. Seine Seiten werden durch ausserordentlich stärkereiche Zellen gebildet, während die Mitte geradlinig von einem Leitbündel durchsetzt wird, welches dem im Scheitel des Samens verlaufenden Theile des Raphebündels entspricht.

Ein etwas tiefer geführter Querschnitt zeigt das Septum aus stärkereichen Zellen, den Querschnitt des in der Raphekante verlaufenden Bündels und den Querschnitt der an der Aussenfläche herablaufenden Fortsetzung desselben. Zu beiden Seiten des Septums liegt Schleimendosperm, in welchem in symmetrischer Anordnung gekrümmt die oberen Lappen der laubigen Kotyledonen eingebettet sind (Fig. 7).

Auf einem folgenden Querschnitte hebt sich bereits im Septum der Schiefschnitt des Innenbündels ab, während in dem nächsten der Serienschnitte (Fig. 8) das Septum nahe der Aussenfläche unterbrochen ist, mithin eine von der Raphekante in das Sameninnere einschneidende, unvollkommene Scheidewand bildet. In der nach der Aussenfläche gerichteten etwas wulstigen Kante *x* verläuft das Innenbündel, hinter welchem nach der Raphekante zu gewöhnlich durch Zerreissen ein spaltenförmiger Intercellularraum entsteht. Die in Taf. IV, Fig. 8 mit *y* bezeichnete Spitze rührt davon her, dass sich das Septum, entsprechend dem oberen Bündelverlauf, an der Aussenfläche ein wenig herabzieht, wie es auch Fig. 6 zeigt.

Die weiteren Querschnitte lassen sich unter Zuratheziehung des in Taf. IV, Fig. 6 gezeichneten medianen Längsschnittes leicht verstehen. Die Punkte *x* und *y* rücken weiter auseinander. Zwischen ihnen liegt das Schleimendosperm und die oberwärts getrennten Kotyledonarlappen verschmelzen in der Mediane. Es entspricht dies der tief zweilappigen Gestalt der sich später entfaltenden Kotyledonen [1]).

Interessant ist es aber, dass durch die vorstehende Erörterung die Correlation zwischen der auffälligen Lappung der Keimblätter und dem Septum im heranreifenden Samen aufgedeckt ist [2]). Es liegt sogar der Gedanke nahe, dass das widerstandsfähige Innenbündel

---

1) Cfr. hierzu die Abbildung des Embryos in Baillon's Histoire des plantes, t. V, p. 307, Fig. 194.

2) Das Septum habe ich nirgends in der Litteratur erwähnt gefunden, auch nicht bei Lohde. Nur Harz (cfr. loc. cit., p. 754) spricht in seiner Beschreibung des anatomischen Baues der Samen von Convolvulus arvensis L. von einer „Schicht stark comprimirter Parenchymzellen", welche in der „Raphegegend, eine Gewebslamelle bildend, bis in die Mitte des Samens eindringt".

Da ausser dieser Notiz jegliche nähere Angabe fehlt und auch l. c. die Fig. VI auf S. 753 nicht genügenden Aufschluss giebt, so muss die Entscheidung, ob die Samen von C. arvensis die bei Ipomoea gemachten Beobachtungen bestätigen doer nicht, einer weiteren Untersuchung vorbehalten bleiben.

das Aussparen des Septums ursächlich bedingt, weil das sich entwickelnde Endosperm gezwungen wird, das stärkereiche Gewebe rechts und links vom Bündel zuerst zu verzehren. Das die Kante des Septums einnehmende Bündel verhindert dann indirect die Entwickelung der medianen Parthien der Keimblattspreiten.

Es finden hier also genau dieselben Erwägungen Platz, welche ich für die Entwickelung des Endosperms bezw. das Erhaltenbleiben des Rapheparenchyms bei den Umbelliferensamen geschildert habe. In denselben schneidet das Parenchym bei den campylospermen Formen gleichfalls wie eine unvollkommene, von dem Raphebündel durchzogene Scheidewand in den Endospermkörper ein.

Die mit *x* bezeichnete Kante des Septums zeigt, je weiter man abwärts schreitet, eine immer tiefer werdende Sattelfurche, welche endlich zu einer Gabelung führt. Diese Gabel umfasst das epi- und das hypokotyle Glied des Embryos und im Mikropyletheile des Samens (Taf. IV, Fig. 10) die auf dem Querschnitte kreisrund erscheinende Radicula. Zu beiden Seiten der Gabel ziehen sich die Querschnitte der aufeinander liegenden unteren Lappen der Keimblattspreiten durch das Endosperm. Endlich bilden sich unter der Aussenfläche des Samens zwei schwache, dem Umriss der Radicula folgende Leisten, welche schliesslich mit der Gabel des Septums unterhalb der Kotyledonen so verschmelzen, dass die Radicula vollkommen umschlossen wird.

Das Querschnittsbild an dieser Stelle ist noch beachtenswerth wegen der mehr oder minder scharf hervortretenden Kanten. Es sind dies die Stellen, wo die früher erwähnten Gewebebrücken zu beiden Seiten des jetzt geschrumpften Obturators sich von dem Gewebe der Mittelsäule des Fruchtknotens abgetrennt haben. Wie diese Brücken die Tasche des Obturators ursprünglich begrenzten, zeigt das in Taf. IV, Fig. 11 dargestellte Querschnittsbild.

Verfolgt man die Entwickelung des Embryos und des ihn umhüllenden Schleimendosperms auf Quer- und Längsschnitten, so sieht man, wie das Grundgewebe der Samenanlage allmählich bis auf die besprochene Scheidewand verzehrt wird. Die Kante des Septums verläuft dabei unterwärts dicht an der Radicula bis in die Höhe der Plumula. Von dort wendet sie sich, um die sattelförmige Ausbuchtung zu erfahren, unter scharfem Winkel gegen das Innenbündel, um dann längs diesem bis zum Samenscheitel aufzusteigen.

Uebrigens erscheint das Septum auch im unteren Theile rechts und links vom Innenbündel leistenartig verdickt. Bei Spiritus-Material markirt sich die Grenze des Grundgewebes gegen das Endosperm durch tiefe Bräunung des ersteren.

Auffälliger Weise hat Lohde den Aufbau der Convolvulaceensamen vollkommen missverstanden[1]). Er sagt (cfr. loc. cit., p. 68):

„Im Laufe der Samenreife verlieren die unteren schwammigen Gewebeparthien" (also das aus grossen, rundlichen Zellen bestehende stärkereiche Parenchym) „ihren Stärkereichthum. Letzterer wird zur Verdickung der Wände theils der dritten Zellschicht, theils des Knospenkernes verwandt. Dieser wird dadurch und durch das Eintrocknen seines plasmatischen Inhalts zum Perisperm. Den körnigen Inhalt der reifen Perispermzellen glaube ich wenigstens für einen plasmatischen ansprechen zu dürfen, denn er färbt sich durch Zusatz von Jod braun. Die verdickten glashellen, das Licht stark brechenden Wände der Perispermzellen quellen in Wasser stark auf, und ihre Gallerte spielt gewiss bei der Ernährung des jugendlichen Pflänzchens eine wichtige Rolle."

In Wirklichkeit wird schon in der jüngsten Samenanlage der Knospenkern resorbirt, es bleibt also im Samen überhaupt kein Perisperm; denn, wie ich durch meine Untersuchungen gezeigt habe, ist das stärkereiche Grundgewebe der Samenanlage kein Nucellargewebe, sondern das Gewebe des mächtig entwickelten Integumentes (wofür es auch Lohde an anderer Stelle ansieht). Von diesem Gewebe bleiben im reifen Samen nur noch ein Rest des von mir beschriebenen Septums und einige Schichten in der Nabelgegend bestehen und diese Reste als Perisperm zu bezeichnen ist nicht zulässig. Wenn aber Lohde von „körnigem Inhalt der reifen Perispermzellen" spricht und von „das Licht stark brechenden Wänden der Perispermzellen", welche in Wasser zu Gallerte aufquellen, so sind das ganz zweifellos die Zellen des Schleimendosperms und dass diese, wie Lohde vermuthet, bei der Ernährung des jugendlichen Pflänzchens eine wichtige Rolle spielen, kann nicht mehr verwundern.

---

1) Er behandelt zwar ausführlich Convolvulus elongatus Willd., giebt aber an, dass die Samen von Ipomoea, Pharbitis und Quamoclit, abgesehen von histologischen Unterschieden, vollkommen wie bei Convolvulus gebaut sind.

Nach Lohde müsste man ja die Convolvulaceensamen für endospermlos halten. — Ich bemerke an dieser Stelle, dass sich aus gequollenen Samen, namentlich aus solchen, welche kurz vor der Reifezeit in Spiritus gelegt worden sind, das Schleimendosperm leicht unverletzt herauspräpariren lässt.

Der anatomische Bau der befruchteten Samenanlage ist ein verhältnissmässig sehr einfacher (Taf. IV, Fig. 12). Ihre Epidermis besteht aus quadratischen, zunächst dünnwandigen, mit farblosem Plasma erfüllten Zellen. In der Form der Zellen gleichen ihr nahezu die beiden nächstfolgenden Schichten (1 u. 2). Letztere führen aber ausser dem Plasma rundliche, sehr kleine Stärkekörner, welche bei der späteren Ausbildung der Samenschale verschwinden und vermuthlich zum Ausbau der Wände das nöthige Material liefern. Die tieferen Gewebeschichten bestehen aus rundlichen, durchweg gleichartigen, dünnwandigen Parenchymzellen, welche mit rundlichen, grösseren und kleineren Stärkekörnern dicht erfüllt sind. In die von einer Flüssigkeit erfüllte Embryonalhöhle ragt bei befruchteten Anlagen, von der Mikropyle aus, der mit der Embryonalkugel endende, vielzellige Suspensor hinein (Taf. IV, Fig. 5). Erst später füllt sich die Keimhöhle mit den charakteristischen Zellen des Schleimendosperms. Die Zellen desselben lassen ihre Abgrenzung durch Mittellamellen kaum oder nur undeutlich erkennen. Die Schleimmasse, welche den grösseren Theil der Zelle einnimmt und welche zweifellos aus der Metamorphose der Zellwände hervorgeht, ist in den peripherischen Parthien fein gekörnt, nach innen zu homogen und umschliesst ein relativ enges Lumen, welches von stark lichtbrechenden, rundlichen Stärkekörnern vollgepfropft ist. Wo nun der Endospermkörper im Verlauf der weiteren Entwickelung der Samenanlage mit dem stärkereichen Gewebe in Berührung steht, werden die Stärkemassen verzehrt und die sehr zarten Cellulosewände der völlig ausgesogenen Zellen zusammengedrückt, um schliesslich eine papierdünne Lamelle zu bilden.

Während dieser Resorptionsprocess unter Aussparung des oben erwähnten medianen Septums vorwärts schreitet, vollziehen sich in der Epidermis und den beiden unter ihr liegenden Schichten diejenigen Veränderungen, welche zur Bildung der festen Samenschale führen. Die ersten Erscheinungen machen sich an der unteren Spitze der Samenanlage, und von hier aus fortschreitend gegen die Mikro-

pyle und von da bis zum Raphebündel hin geltend. Da die Samenanlage mit ihrer unteren Spitze die Fruchtknotenhöhle nicht ganz ausfüllt, so haben die Epidermiszellen an dieser Stelle Gelegenheit, zu mehr oder minder langen, farblosen Papillen auszuwachsen. Nach der Aussenfläche wie nach der Mikropyle zu nehmen die Papillen an Länge ab.

Gleichzeitig beobachtet man Veränderungen in den beiden unterhalb der Epidermis befindlichen und durch Plasmareichthum ausgezeichneten Zellschichten. Auf dem grösseren Theile der Fläche der Samenanlage vollzieht sich die Aenderung in der Art, dass die Zellen beider der Epidermis sich anschliessenden Zellschichten durch starke radiale Streckung unter gleichzeitiger Einschaltung von Radialwänden zu schmalen Palissadenzellen von fünf-, sechs- und mehrseitiger Prismenform sich umbilden[1]).

Es ist nun nicht selten, dass einzelne Zellen, besonders der drittäussersten Schicht, durch parallel zur Oberfläche der Samenanlage gerichtete Wände getheilt werden. Die gleiche Erscheinung kann aber auch die Zellen der zweiten Schicht betreffen. Schon hierdurch werden Unregelmässigkeiten in der Ausgestaltung der Palissadenschichten bewirkt. Diese Unregelmässigkeiten wachsen aber dadurch, dass bisweilen die unter der Epidermis gelegene Zellschicht streckenweise dünnwandig bleibt, in welchem Falle auch keine radiale Streckung dieser Zellen erfolgt. Es kann dann wie in Taf. IV, Fig. 13 an Stelle der ersten Schicht unter der Epidermis sich die dritte Schicht palissadenartig entwickeln. In anderen Fällen ist die erste Schicht unter der Epidermis als Palissadenschicht entwickelt, um eine Strecke weiterhin den Palissadencharakter allmählich zu verlieren und in die dünnwandige Form fast quadratischer Zellen überzugehen. Wo aber solche Schwächung der Samenschale oberflächlich stattgefunden hat, tritt im Innern unter der zweiten Palissadenschicht die dritte Zellreihe wiederum als Palissadenschicht auf. In Taf. IV, Fig. 14 setzen sich die Palissaden unter der Epidermis unvermittelt nach rechts als Schicht dünnwandiger Zellen fort. An der mit *a* bezeichneten Uebergangsstelle ist durch eine peripherische

---

1) Lohde giebt an (cfr. l. c., p. 68), dass sich die Zellen in tangentialer Richtung zur Oberfläche strecken. Es liegt hier offenbar ein Schreib- oder Druckfehler vor, obschon sich auf S. 71 die falsche Bezeichnung wiederholt.

Wand das oberste Stück einer Mutterzelle abgeschnitten und dünnwandig geblieben, während das untere Stück durch eine Radialwand in zwei Zellen getheilt ist.. Auch hier machen an der Uebergangsstelle die beiden mit *c* bezeichneten Zellen der dritten Zellschicht gleichsam den Versuch, sich zu Palissaden zu entwickeln. Dieses Schwanken in der Ausbildung der Zellen zeigt auch die mit *b* bezeichnete Zellschicht. Hier ragen drei benachbarte Zellen, welche wahrscheinlich aus einer Mutterzelle durch Radialtheilung hervorgegangen sind, palissadenartig nach innen, während rechts und links von ihnen die Zellen derselben Schicht dünnwandig geblieben sind und die zweite Zellschicht allein die Palissaden liefert.

Ganz besonders beachtenswerth sind aber diejenigen Fälle, in welchen die bisher völlig übersehene Verzahnung zwischen oberer und unterer Palissadenschicht zur Ausbildung gelangt (Taf. IV, Fig. 15). Es ist nämlich als Regel anzusehen, dass die Zellen der einzelnen Palissadenschichten zwar von ungleicher Länge sind, aber doch derart, dass die Gesammtdicke der Hartschicht auf weite Strecken fast unverändert bleibt. In Fig. 15 läuft die äussere Grenzlinie *aa* der äusseren Palissadenschicht ungefähr parallel mit der inneren Grenzlinie *bb* der inneren Palissadenschicht, während die Trennungslinie *cc* zwischen den beiden Palissadenschichten von links nach rechts aufsteigend sich der Aussencontour der Samenschale soweit nähert, dass die äusseren Palissaden fast ihren Palissadencharakter verlieren. Plötzlich kehrt sich aber das Verhältniss um. Die äussere Palissadenschicht zeigt sehr lang gestreckte Palissaden, die zweite sehr kurze. Dieses ungewöhnliche Verhältniss gleicht sich aber mehr oder minder schnell wieder aus. Die Verzahnungsstellen machen dabei oft den Eindruck, als wenn die untere Palissadenschicht (von links her bei *dd*) die obere durchbrochen hätte und nun (von *dd* aus nach rechts) als äussere Palissadenschicht sich fortsetzt. In anderen Fällen erscheint die eine Palissadenschicht in zwei ihren Palissadencharakter verlierende Schichten eingekeilt.

Alles dies sind aber nur Täuschungen, welche durch die eigenthümliche Verzahnung hervorgerufen werden, die übrigens jeder Regelmässigkeit entbehrt. Die zahnartigen Vorsprünge der äusseren Palissadenschicht folgen bald dicht auf einander, bald erst in grösseren Zwischenräumen. Auch ist die Tiefe der Verzahnung mannigfaltigen Schwankungen unterworfen. Es drängt sich aber gerade durch die

Unregelmässigkeit der Verzahnung der Gedanke auf, dass hier ein mechanisches Moment im Bauprincip zu Tage tritt. Die Verzahnung bewirkt jedenfalls, dass die beiden bezw. die drei übereinander gelagerten Palissadenschichten so erfolgreich mit einander verbunden sind, dass eine Trennung derselben, selbst durch die gewaltsamsten mechanischen Eingriffe, unmöglich wird. Denkt man sich die äussere Palissadenschicht von der unteren abgehoben, so würde die Grenzfläche der letzteren aus unregelmässigen, wabenartigen Vertiefungen bezw. zackig ausspringenden Spitzen und tiefen Thälern bestehen. Mit dieser Oberfläche passt die Innenfläche der äusseren Palissadenschicht wie ein Abdruck zu seiner Matrize zusammen. Die Nothwendigkeit dieser Verzahnung wird verständlich, wenn man das Verhalten der Samen vor und nach der Reife und endlich bei der Keimung berücksichtigt.

In der fast kugelrunden Frucht nimmt der wasserreiche Same kurz vor der Reife, wie schon erwähnt, den Raum eines Sextanten ein. Seine Aussenwand liegt der Fruchtschale prall an. Tritt nun die Samenreife ein, so verliert der Same unter beträchtlicher Schrumpfung seinen Wassergehalt. Er schrumpft wohl auf das halbe Volumen ein und die Samenschale wird namentlich auf den Seitenflächen unregelmässig wellig verbogen. Lässt man die Samen zur Keimung quellen, so nehmen sie wieder ein beträchtliches Volumen an und sind so prall aufgetrieben, dass ihre ursprünglich ebenen Seitenwände sich wie die Aussenfläche stark nach aussen wölben. Die Samenschale erfährt also ausserordentlich weitgehende Formveränderungen.

Das auffallend erhöhte Festigungsbedürfniss gerade der Seitenflächen kommt übrigens auch auf Längsschnitten durch die reifen Samen zum Ausdruck. Auch auf solchen sieht man die Verzahnungen regellos einander folgen. Eine gleichmässigere Entwickelung zeigt die Aussenfläche, in welcher die Verzahnung weniger auffällig hervortritt. Unter ihrer Epidermis findet man öfters drei fast gleich mächtige Palissadenschichten ausgebildet.

Ehe ich nun auf die Festigungsvorgänge eingehe, wie dieselben an der Innenfläche des Samens stattfinden, möchte ich die Ausbildung der dünnwandigen Epidermiszellen einer kurzen Betrachtung unterziehen.

Ich hatte schon oben erwähnt, dass dieselben an der unteren

Spitze der Samenanlage, wo ihnen die Ovarhöhle einen freien Spielraum lässt, zu dünnwandigen, papillösen Haaren auswachsen. Die Papillenbildung vollzieht sich aber bei der fortschreitenden Samenentwickelung fast auf der ganzen Samenoberfläche. Da aber die sich vorwölbenden Epidermiszellen auf der Aussenfläche gegen die Innenseite der Fruchtwand, auf der einen Seitenfläche gegen die Fruchtscheidewand und auf der anderen Seitenfläche gegen den benachbarten Samen stossen, so tritt eine Deformirung der Papillen ein. Die Papillen stehen nicht senkrecht auf der Samenoberfläche, sondern sie decken sich gegenseitig dachziegelartig. Es ist dabei besonders interessant zu beobachten, dass die Deckung an demselben Samen sehr verschieden sein kann. Ich fand beispielsweise die Papillenbildung in der mittleren Region der Aussenfläche ganz unterdrückt, während die Papillen oberhalb dieser Stelle sich absteigend, die unterhalb aufsteigend deckten. Es kam aber auch der umgekehrte Fall zur Beobachtung, dass sich die Papillen nach dem Scheitel des Samens aufsteigend, nach der unteren Spitze absteigend deckten, endlich Fälle, in welchen sich alle Papillen aufsteigend oder alle sich absteigend deckten. Aehnliche Schwankungen bestehen auch auf den Seitenflächen, woraus man den Schluss ziehen darf, dass die Krümmung der Papillen lediglich auf mechanische Ursachen zurückgeführt werden muss.

Die Festigung der Innenfläche des Samens vollzieht sich mit gewissen Modificationen. Hier behalten zwei bis vier Schichten ihre dünnwandige Beschaffenheit bei. Die Zellen der äussersten Schicht wölben sich mehr oder weniger deutlich hervor, ohne sich jedoch dachziegelig decken zu können. Ihre Aussenwand gleicht vielmehr einem flachen Hügel. Sehr energisch treten aber die Papillen in unmittelbarer Nähe des Funiculus hervor (Taf. V, Fig. 1 u. 3). Die Papillen werden hier zu dünnwandigen, sich dicht an einander schmiegenden Haaren. Die längsten unter ihnen theilen sich durch eine Querwand in eine Basalzelle und eine längere Papille, so dass die dünnwandigen Schichten rings um den späteren Hilus noch mächtiger hervortreten. Die gleiche Erscheinung, insbesondere die gleiche Papillenbildung, findet sich auch oberhalb des eintretenden Raphebündels. Zerreisst dasselbe bei der Reife der Samen, so ist diese Rissstelle durch die allseitig hervorwuchernden Papillen geschützt. Das haarförmige Auswachsen der Papillen ist übrigens hier

wie an der Spitze des Samens dadurch erklärlich, dass der freie und sich durch das Schrumpfen des Obturators noch vergrössernde Raum eine entsprechende Ausdehnung der Zellen gestattet. Möglicher Weise dienen die Papillen den reifen Samen, wenn dieselben kurz vor dem Keimen Wasser aufzunehmen gezwungen sind, als ein absorbirendes und wasserspeicherndes Gewebe.

Ebenso wie sich die oberflächlichen Schichten rings um den Eintritt des Raphebündels und abwärts auf der Innenfläche, über die Mikropyle hinaus, bis nahe zur unteren Spitze des Samens abweichend verhalten, zeigen auch die folgenden Schichten besonderen Bau. Gewöhnlich entwickelt sich auf der Innenfläche, unmittelbar am Raphebündel beginnend, bis zur Mikropyle hin absteigend, und von hier aus sich bis um die untere Spitze des Samens herumziehend, nur eine einzige Palissadenschicht. An diese schliesst sich eine mehr oder minder breite Zone sehr kleinlumiger, stärkearmer, aber plasmareicher Zellen an, welche durch eigenthümliche, collenchymatische Wände ausgezeichnet sind. Erst weiter nach innen folgt wieder das dünnwandige, aus grösseren Zellen bestehende Parenchym mit seinen grossen runden Stärkekörnern. Da nun in der Nähe der Mikropyle und oberhalb derselben der collenchymatische Charakter längs des grösseren Theiles der Innenfläche am deutlichsten hervortritt, so bleibt die untere Spitze des Samens, welche gar nicht durch Collenchym verstärkt ist, die schwächste Stelle der ganzen Samenschale. Auf diese Spitze hin richtet sich nun gerade der Scheitel der Radicula. Dieselbe bricht denn auch bei der Keimung gerade an dieser Stelle hervor, nicht also, wie es als allgemeine Regel gilt, durch die als Samenmund bezeichnete ehemalige Mikropyle, welche ich in ihrer seitlichen Lage auch noch am fast völlig reifen Samen erkennen konnte (Taf. V, Fig. 2).

Im Gegensatz zu der Innenfläche unterhalb des Eintritts des Raphestranges entwickeln sich die Palissadenschichten oberhalb derselben sehr mächtig. Ich fand wiederholt zwei solche Schichten, bisweilen auch drei, von welchen die dritte wahrscheinlich aus der Quertheilung der Mutterzellen der zweiten hervorgegangen war. Unmittelbar neben dem Raphebündel keilen auch hier die Palissadenschichten unter sanfter Krümmung nach aussen hin aus, während der Winkel zwischen Raphebündel und innerster Palissadenschicht durch collenchymatische Zellen erfüllt ist.

Die letzte erwähnenswerthe und zweifellos auch physiologisch bedeutungsvolle Thatsache ist die Eigenthümlichkeit, dass die Parenchymzellen innerhalb des collenchymatischen Gewebes etwa von der Mikropylegegend an bis in die Gegend der im Samen stattfindenden Verzweigung des Raphebündels sich in der Richtung des letzteren längsstrecken und ausserordentlich weite Intercellularen zwischen sich lassen. Sie werden dadurch zu einem Schwammgewebe, welches lebhaft an das Armpalissadengewebe erinnert, wie es bekanntlich vielen Laubblättern eigen ist. Die Zellwände dieses Gewebes sind im Innern des Samens äusserst zart, verstärken sich aber um so beträchtlicher, je näher sie der Samenoberfläche liegen, und führen deshalb allmählich in die Form der collenchymatischen Zellen über. Der Inhalt der Zellen dieses Schwammgewebes besteht aus körnigem Protoplasma mit zahlreichen kleinen Stärkekörnern. Auch hierdurch hebt sich das Gewebe scharf von dem übrigen Stärkeparenchym des Samens bezw. von dem Gewebe des Schleimendosperms ab. In der Nähe der Rapheverzweigung und auch längs des Innenbündels bilden sich häufig durch Zerreissen des dünnwandigen Parenchyms weite Lücken.

Die Querschnittsbilder durch die Innenfläche annähernd reifer Samen zeigen analoge Bilder wie die in der Medianrichtung des Samens geführten Schnitte (Taf. V, Fig. 3). Besondere Beachtung verdienen hier die mit *a* bezeichneten Uebergangsstellen zwischen der Innen- und Aussenfläche des Samens. Es sind dies die wiederholt erwähnten Rissstellen der Gewebebrücken, durch welche die Kantenbildung an der Grenze der Innenfläche veranlasst wurde. Die dünnwandigen Zellen *b*, welche der Innenfläche ihren Abschluss geben, lassen sich auch hier deutlich erkennen. Die nach innen folgenden Palissaden *c* sind weniger regelmässig ausgebildet. So weit aber die der Aussenfläche angehörige Epidermis reicht, sieht man dieselbe zu langen, schwach gekrümmten Papillen *d* ausgewachsen, von welchen sich die basalen Theile durch Querwandbildung und weitergehende Theilungen gesondert haben. Die unmittelbare Grenze der Innenfläche markirt sich aber dadurch am deutlichsten, dass die Palissadenschicht *e* hier eine Unterbrechung erleidet und nur äusserst zartwandiges Gewebe eingeschaltet ist. Von dieser Stelle aus sieht man, wie sich unterhalb der Papillenschicht die ursprünglich zweite Zellschicht der Samenanlage all-

mählich in die normal entwickelte Palissadenschicht *f* umgestaltet. Die durch diesen Uebergang zwischen *a* und *f* bedingte Abnahme der Festigkeit wird nun dadurch compensirt, dass die dritte Zellschicht *e* zu einer schwachen Palissadenschicht entwickelt wird, welche offenbar eine vermittelnde Rolle spielt.

Es erübrigt nunmehr nur noch auf die Betrachtung parallel zur Oberfläche geführter Schnitte einzugehen. Dieselben lassen erkennen, dass die Basis der papillös auswachsenden Zellen durch ein Polygon mit geraden Seitenwänden gebildet wird. An den Seitenwänden liegen intensiv dunkelbraun bis sepiafarbige Pigmentkörper, welche vielleicht aus der Umwandlung von Chlorophyllkörnern oder diesen entsprechenden Chromatophoren hervorgegangen sind. Folgen unter der Epidermis unmittelbar die Palissadenschichten, so erscheinen dieselben im optischen Querschnitte als aus lückenlos aneinanderschliessenden, unregelmässig sechseckigen bezw. polygonalen Zellen gebildet. Ihre Lumina sind in halbreifen Samen noch unverhältnissmässig weit. Dagegen ist nach erfolgter Samenreife das Lumen sehr eng, oft nur noch punkt- oder strichförmig. Eine Communication durch Porenkanäle in der Form, wie sie Lohde für Convolvulus elongatus Willd. beschreibt, konnte ich nicht auffinden, auch nicht, wenn ich die zuerst von Pringsheim eingeführte Maceration mit concentrirter Salpetersäure anwandte[1]) und die isolirten Palissadenzellen daraufhin prüfte. Eine Andeutung von Kanälen kann nur darin erblickt werden, dass vom mittleren Lumen kurze Spalten nach den Ecken, seltener nach den Seitenwandungen hinstrahlen. Deutliche, bis an die Mittellamelle reichende Porenkanäle, wie sie Lohde zeichnet, konnte ich niemals beobachten.

Schaltet sich zwischen die Epidermiszellen (deren Grundfläche übrigens viele Palissadenzellen überdeckt) und der äusseren Palissaden-

---

1) Cfr. hierzu Pringsheim, De forma et incremento stratorum crassiorum in plantarum cellula observationes quaedam novae. Dissert. Halae 1848. Cap. X.

Pringsheim wandte die Maceration zur Untersuchung der Palissadenzellen in der Testa von Pisum sativum L. an.

Wie mir Herr Dr. Carl Müller freundlichst mittheilte, ist diese Methode der Maceration als der Vorläufer der später allgemein üblich gewordenen Schulze'schen Maceration (Salpetersäure und chlorsaures Kali) anzusehen. Ich habe mich bei meinen Untersuchungen vorzugsweise des Pringsheim'schen Verfahrens bedient, da ich mit demselben vielfach bessere Resultate erlangte.

reihe noch eine dünnwandige Schicht, wie ich es oben beschrieben habe, ein, so sieht man, dass die Zellen derselben aus der nachträglichen Theilung von polygonalen, den Epidermiszellen an Grösse ungefähr gleichkommenden Mutterzellen hervorgegangen sind. Innerhalb jeder einzelnen dieser Mutterzellen verlaufen die senkrecht zur Oberfläche des Samens gestellten Theilungswände annähernd parallel und sind auffällig wellig hin- und hergebogen (Taf. V, Fig. 4). In benachbarten Zellen sind die Theilungswände häufig parallel gerichtet, doch finden sich auch Zellen, deren Wände eine von den Parallelwänden der Nachbarzellen abweichende Stellung einnehmen. Im Grossen und Ganzen verlaufen die Parallelwände senkrecht zur Längsachse des Samens. Es kommen jedoch (wie aus der obigen Angabe hervorgeht) auch hier mannigfaltige Abweichungen vor. Ferner ergeben sich noch Unregelmässigkeiten dadurch, dass die aus der Paralleltheilung hervorgehenden, sehr schmal rechteckigen Zellen hin und wieder von quer gerichteten Wänden durchkreuzt werden. Wie sich die Samen der übrigen Convolvulaceen zu Ipomoea verhalten, vermag ich noch nicht zu beurtheilen. Es müsste daraufhin die Lohde'sche Arbeit noch einmal nachuntersucht werden, um zu entscheiden, ob die für Ipomoea festgestellten Abweichungen in dieser Familie allgemeiner vorkommen.

Ipomoea sibirica Jacq.

Nach Abschluss meiner Untersuchungen über Ipomoea purpurea L. erhielt ich durch die gütige Vermittelung des Herrn Dr. Pax Gelegenheit, reife Samen von Ipomoea sibirica zur Vergleichung heranziehen zu können. Es war mir dies um so erwünschter, als in der vorhandenen Litteratur über Samenschalen dieser Art verschiedene, zum Theil einander widersprechende Angaben vorliegen. Strandmark [1]) bezeichnet die Oberhautzellen als theilweise flaschenförmig papillös und erklärt, dass unterhalb derselben, wie bei Convolvulus zwei oder drei Schichten Palissaden entwickelt wären.

---

1) Loc. cit., p. 32 heisst es:

„. . . . . talrika enskilda öfverhudsceller, som uppstigande från smal bas höja sig öfver omgifningen med flasklikt vidgade ändar samt sålunda orsaka de små glänsande fläckar. hvarmed det mogna fröets yta är öfversålladt."

Lohde[1]) giebt gleichfalls die papillöse Ausbildung einzelner Oberhautzellen als durchgreifenden Unterschied an und theilt darnach die Familie der Convolvulaceen in zwei Gruppen. Die erste wird durch die Gattung Convolvulus gebildet. Die grosse Mehrzahl ihrer Arten zeigt auf der Oberhaut Höcker und Unebenheiten, welche durch ein Emporheben gewisser Zellgruppen hervorgerufen werden. In der zweiten Gruppe wachsen die Oberhautzellen alle oder theilweise zu Papillen oder Haaren aus und verleihen dadurch das einzelnen Samen eigenthümliche seidenglänzende Aussehen. Hierhin gehören Ipomoea, Quamoclit u. a.

Im Widerspruch zu diesen Angaben steht die Schilderung von Holfert[2]):

1. Epidermis von Palissadenzellen,
2. Palissadenschicht mit Lichtlinie,
3. Obliterirte Nährschicht. Im halbreifen Zustande strotzt die Nährschicht von Stärkekörnern, deren Grösse bis 21 μ beträgt.

Holfert erwähnt also die Papillen gar nicht und rechnet ausserdem die Epidermis den Palissaden zu. Ich konnte mich aber an meinem Material überzeugen, dass bei Ipomoea sibirica wesentlich derselbe Bau wie bei Ipomoea purpurea vorliegt. Ich fand auf Quer- und Längsschnitten dünnwandige Epidermiszellen, welche nur schwach gewölbte papillöse Aussenwände zeigen. Alle diese Zellen sind mit sepiabrauner Farbstoffmasse angefüllt. Zerstreut zwischen ihnen liegen sehr grosse, inhaltsarme Oberhautzellen, welche aus dem mittleren Theile ihrer Aussenwand eine mächtige blasige Papille hervorgetrieben haben (Taf. V, Fig. 5). Wenn diese Papillen von Strandmark als flaschenförmig bezeichnet werden, so ist dies so zu deuten, dass dieselben mit ihrem halsförmig verengten Theile der Epidermis aufsitzen. Die Wand der Papille ist relativ stark. Ihr Inhalt besteht aus einem gelbbraunen Wandbeleg, welcher zweifellos denselben Farbstoff führt, wie er den nicht papillösen Zellen eigen ist.

Sehr eigenartig erscheint das Oberflächenbild, welches nur von Strandmark beobachtet zu sein scheint. Es sind nämlich die

1) Cfr. loc. cit., p. 71 u. 72.
2) Cfr. Flora 1890, p. 308.

nicht papillösen, in der Ueberzahl vorhandenen Epidermiszellen polygonal, und die Gruppen derselben sind durch grosse, helle polygonale Flecke unterbrochen. Jeder dieser Flecke entspricht der Basis einer Papillenzelle, in deren Aussenwand der Papilleneingang wie ein kreisrundes Loch erscheint. Eine Palissadenbildung aus der Epidermis, wie Holfert angiebt, vermochte ich nicht aufzufinden. Dagegen zeigt die unter der Epidermis liegende Zellschicht ähnliche Variationen, wie ich sie für Ipomoea purpurea beschrieben habe. In der Mehrzahl der Fälle sind die Zellen dieser Schicht tangential abgeplattet und zeigen auf der Flächenansicht polygonalen Umriss. Gewöhnlich tritt in ihnen auch die Bildung zahlreicher, unter einander fast paralleler, welliger Theilungswände senkrecht zur Oberfläche des Samens ein. Schneidet man senkrecht zu diesen, so erscheinen die Zellen der zweiten Schicht mehr oder weniger palissadenartig. Die dritte Zellschicht fand ich durchweg aus dickwandigen Palissaden bestehend, die wie bei Ipomoea purpurea L. hin und wieder durch eine Querwand in eine äussere und innere Zelle getheilt sind. Ich konnte hier auch das Vorhandensein einer breiten Lichtlinie constatiren, wie dieselbe von Lohde für Convolvulus und Quamoclit beobachtet und eingehend beschrieben wurde.

Die Ursache des Auftretens von Lichtlinien sieht Russow[1]) in einer Verschiedenheit der Molecularzusammensetzung der Zellmembran, einer Ansicht, welcher auch Lohde[2]) beitritt, während Sempolowski[3]) das Zustandekommen der Lichtlinien noch auf eine chemische Modification der Zellwände zurückführt. Beide Ansichten haben ihre Berechtigung. Es sprechen dafür das chemische und physikalische Verhalten, wie auch R. von Wettstein in seinen Beobachtungen über den Bau und die Keimung des Samens von Nelumbo nucifera Gärtn.[4]) bestätigt. Junowicz[5]) machte das Auf-

1) Russow. „Vergleichende Untersuchungen, betreffend die Histologie etc. der Leitbündel-Kryptogamen." (Mémoires de l'Academie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. Série, t. XIX, No. 1, St. Pétersbourg 1873.)

2) Cfr. loc. cit., p. 69.

3) Sempolowski. — Ueber den Bau der Schale landwirthschaftlich wichtiger Samen. (Landwirthsch. Jahrbücher von Nathusius und Thiel, Berlin 1874, p. 831.)

4) Cfr. Verhandl. d. k. k. zoologisch.-botanischen Gesellschaft in Wien 1888, Bd. XXXVIII, p. 41—48.

5) Junowicz. — „Die Lichtlinie in den Prismenzellen der Samenschalen." (Sitzungsber. d. k. k. Akademie d. Wissensch., Vol. LXXVI, 1. Abth., Wien 1878.)

treten der Lichtlinie in den Prismenzellen der Samenschalen zum Gegenstande einer besonderen Arbeit. Den ersten Hinweis auf die erwähnte optische Erscheinung finden wir bei Malpighi[1]). — Mattirolo[2]) spricht aus diesem Grunde kurzweg von „Malpighischen Zellen", sobald er Palissaden mit einer Lichtlinie bezeichnen will. Der Ausdruck „Malpighi'sche Zellen" war bereits im Jahre 1855 von Targioni Tozzetti[3]) in die Wissenschaft eingeführt worden, ist aber seither, wie es scheint, bei uns unbeachtet geblieben.

B. Samen, welche aus Anlagen mit zwei Integumenten hervorgehen.

I. Onagraceae.

Oenothera biennis L.

Die Samenanlagen von Oenothera biennis L. sind bekanntlich eines der vorzüglichsten Demonstrations-Objecte für anatrope, mit doppeltem Integumente ausgestattete Samenanlagen[4]). Dieselben sind den centralen Placenten der vierfächerigen unterständigen Fruchtknoten so zahlreich und dicht gedrängt eingefügt, dass sie in jedem Fruchtfache zwei neben einander liegende Längsreihen er-

1) Malpighi. — Anatome plantarum. Londini 1675, pars altera 1679, Londini.

2) Mattirolo. — „La linea lucida nelle cellule Malpighiane degli integumenti seminali." (Memoria della R. Accademia delle Scienze, Serie II, t. XXXVII, Torino 1885.)

— Sullo sviluppo e sulla natura dei tegumenti seminali nel genere Tilia, Lin. (Nuovo Giornale Botan. Ital., vol. XVII, p. 289, Firenze 1885 [mit 2 Taf.])

— e Buscalioni. — Sulla funzione della linea lucida nelle cellule Malpighiane. (Atti R. Acc. delle Scienze di Torino, Vol. XXV, 1890.)

— — Ricerche anatomo-fisiologische sui tegumenti seminali delle Papilionacee. Torino 1892.

(Am Schlusse dieser letzteren Arbeit findet sich eine interessante chronologische Zusammenstellung derjenigen Autoren, welche sich bisher mit der Anatomie von Samendecken beschäftigt haben.)

3) Targioni-Tozzetti. — Saggio di studi intorno al guscio dei semi. (Memoria della R. Accad. delle Scienze di Torino, Serie seconda, t. XV. 1855.)

4) Cfr. Kny, Botan. Wandtafeln. Taf. XIX und Text, p. 53.

füllen. Sie krümmen sich in letzteren in der Querschnittsebene des Fruchtknotens nach derjenigen Seite, nach welcher die nächstliegende Scheidewand des Fruchtknotens zu suchen ist, so dass die Mikropyle im Innenwinkel zwischen Scheidewand und Placenta liegt. Im Gegensatz zu der epi- und apotropen Krümmung muss man sie als pleurotrop[1]) bezeichnen.

Der Querschnitt durch den Fruchtknoten liefert mithin mediane Längsschnitte der Samenanlagen. Jede derselben sitzt einem kurzen, auf der Mikropyle- und auf der Dorsalseite sich durch eine Einschnürung charakterisirenden Funicularhöcker auf. Diesem setzt sich naturgemäss ohne Unterbrechung das Raphegewebe der Anlage an, welches von einem einfachen Raphebündel fast geradlinig durchzogen wird. An dem den Scheitel der Samenanlage bildenden Chalazatheile biegt das Raphebündel unter starker Krümmung nach aussen und kurz darauf nach abwärts (der Mikropyle zu) um. Es endet hier in einem kleinzelligen, sehr plasmareichen Gewebecomplex, welcher schon frühzeitig eine eigenthümliche, meist bräunliche Färbung zeigt[2]).

Der die Hauptmasse der Samenanlage ausmachende Nucellus ist dadurch ausgezeichnet, dass der Embryosack nahe seiner Basis (also in unmittelbarer Nähe des erwähnten Gewebecomplexes der Chalaza) liegt, während sein Mikropyleende weit von der Mikropyle entfernt bleibt. Die Samenanlage zeichnet sich infolge dessen durch die grosse Kernwarze aus, in welcher während der Entwickelungsperiode eine mehr oder weniger deutliche Kurvenanordnung der jugendlichen Zellen hervortritt. Durch die vornehmlich periklinen Theilungen erscheinen die Zellen der oberflächlichen Schichten des Nucellus mehr oder weniger plattgedrückt. Noch mehr tritt dieser Charakter hervor in den beiden das innere Integument bildenden Zellschichten (Taf. V, Fig. 6 u. 7).

Auf den Medianschnitten der Samenanlage erscheinen diese Zellen äusserst schmal und langgestreckt. An der Stelle, wo das

---

1) Cfr. hierzu die Fussnote auf S. 11.

2) Die eigenartige Beschaffenheit dieses Gewebecomplexes ist nach Angabe von Meyen schon Gärtner und Treviranus aufgefallen (cfr. F. Meyen, Neues System der Pflanzen-Physiologie, Bd. 3, Berlin 1839, p. 261).

Die älteren Autoren bezeichneten diese Gewebeparthie als die eigentliche Chalaza.

innere Integument das Endostom bildet, tritt jedoch eine Vermehrung auf drei, streckenweise bisweilen auch auf vier Schichten ein. Die den Endostomkanal umgebenden Zellen zeichnen sich durch ihre bedeutende Grösse bei relativ starker Verkürzung aus, so dass das Endostom von dem mehr oder weniger wulstigen Rande des inneren Integumentes gebildet wird.

Das äussere Integument ist auf der von der Raphe abgewandten Seite und auf den Seitenflächen[1]) der Anlage dreischichtig. Seine Aussenepidermis besteht aus relativ kleinen, in der Oberflächenansicht polygonalen Zellen, an welche sich die ungefähr ebenso grossen Zellen der zweiten und dritten Schicht anschliessen. Da die Zellen dieser drei Integumentschichten im Grossen und Ganzen auf den Längsschnitten bezüglich ihrer antiklinen Wände mit einander alterniren, die Aussen- und Innencontour des Integumentes gleichzeitig als parallel schwach gekrümmte Linien verlaufen, so erscheinen die Zellen der beiden Epidermen auf den Schnitten zum grösseren Theil als Fünfecke, die Zellen der Mittelschicht sechseckig[2]).

Ausserordentlich massig ist nun auch das die Exostombildung übernehmende Randgewebe des äusseren Integumentes entwickelt. Auch hier tritt wieder die Weitlumigkeit und die Streckung der den Endostomkanal umgebenden Zellen auffällig hervor. Untersucht man eben befruchtete oder der Samenreife entgegengehende Samenanlagen, so sieht man die Zellen der Aussenepidermis des äusseren Integumentes ihre oberflächlichen Wände ziemlich beträchtlich unter gleichzeitiger, schwach papillöser Vorwölbung verdicken, während die Zellen der Mittelschicht sich mehr oder weniger unter gleichzeitiger Bildung von Intercellularen abrunden und tangentiale Theilungen eingehen. Durch diese Theilungen wird das äussere Integument fast durchweg vierschichtig, stellenweise durch weitere Theilung der peripherisch gelegenen Zellen der ursprünglichen Mittelschicht sogar fünfschichtig[3]). Die der Innenepidermis auf-

1) Dieselben sind auf Transversalschnitten durch die Samenanlage zu studiren.

2) Auf diese Erscheinung machte bereits Röber aufmerksam (cfr. loc. cit., p. 11 und Taf. II, Fig. 37).

3) Das gleiche Verhalten der Mittelschicht des äusseren Integuments giebt Brandza für die Samen von Oenothera mollissima L. an (cfr. loc. cit., p. 121 und 122).

liegenden Zellen der Mittelschicht vergrössern dabei gewöhnlich ihr Volumen, zum Theil unter radialer Streckung. Durch diese Zunahme der Dicke des äusseren Integumentes werden die ohnehin schon eng gestellten Samenanlagen in den Raumverhältnissen noch mehr beschränkt. Sie platten sich daher gegenseitig mehr oder weniger deutlich vierkantig ab, und da an den Kanten die Dickenzunahme des Integumentes am wenigsten behindert ist, so nimmt die Mittelschicht hier durch vermehrte Theilungen ihrer Elemente noch weiter zu. Hierbei können dann auch einzelne Zellen derselben voluminös anschwellen. Ihnen gegenüber bleiben die Zellen der Innenepidermis, obwohl auch sie an Grösse zunehmen, beträchtlich zurück. Sie fallen aber schon frühzeitig durch einen eigenartigen Plasmagehalt und körnige Ausscheidungen auf.

Die Zellen der beiden Schichten des inneren Integumentes erfahren zahlreiche Theilungen parallel zu ihren Längswänden und werden dadurch zu schmalen prismatischen Elementen, welche sich aber entsprechend ihrer Entstehungsweise nicht senkrecht gegen die Samenoberfläche nach Art gewöhnlicher Palissaden stellen können.

Am wenigsten ist das Wachsthum der Samenanlagen an dem Chalazaende gehemmt. Hier wachsen dementsprechend die zwischen der Epidermis und dem Raphebündel gelegenen Parenchymzellen zu einem vielschichtigen Gewebekörper heran, in welchem die einzelnen Zellen beträchtliche Grösse erlangen und im Grossen und Ganzen sich senkrecht zur Samenoberfläche strecken. Aehnlich verhalten sich auch die Zellen des äusseren Integumentes am Mikropyleende des Samens. Durch diese Wachsthumserscheinungen nimmt der Same die erwähnte mehr oder weniger scharfkantig prismatische, meist vierseitige Gestalt an. Dieser Gestaltung entspricht aber nicht die Form des inneren Integumentes, welches vielmehr nach wie vor die Gestalt des ursprünglich von ihm umschlossenen ellipsoidischen Nucellus beibehält. Der letztere selbst aber verschwindet unter Resorption und Obliteration seiner Zellen bis auf die Zellwandreste, welche an der Innenseite des inneren Integumentes zu einer farblosen, feinen Haut zusammengedrückt werden. Diese lässt nur in seltenen Fällen, namentlich aber nahe dem Endostom, ihre Entstehung aus Zellen erkennen. An Stelle des resorbirten Nucellus findet man im reifen Samen ausschliesslich die Gewebe des geraden Keimlings, dessen fleischige, mit Reservestoffen erfüllte Kotyledonen

flach aufeinander liegen und die Hauptmasse des Samens bilden (Taf. V, Fig. 8).

Beim Ausreifen der Samen vollziehen sich in der Samenschale mehrfache Veränderungen. Die Aussenepidermis des äusseren Integumentes nimmt eine braungelbliche Färbung an; die gewölbten Aussenwände sind beträchtlich verdickt und zeigen sich fein gekörnelt. In den Zellen der Mittelschicht häufen sich rothbraune Inhaltsmassen an, welche wahrscheinlich zum grösseren Theile gerbstoffartiger Natur sind. Mit concentrirter Salzsäure behandelt, nehmen diese Massen eine rothe Färbung an, welche an die bekannte Phloroglucin-Reaction verholzter Membranen erinnert[1]).

Da, wo die Samen sich gegenseitig plattdrücken, werden die Zellen der Mittelschicht gewöhnlich so verzerrt und zerdrückt, dass man sie nur als einen compacten, rothbraunen Streifen unter der Epidermis hinziehen sieht. Wo aber der Druck weniger stark ist, verdicken die Zellen der Mittelschicht ihre Wände beträchtlich und nehmen den Charakter von weitlumigen Sklerenchymzellen an. Die dünnwandigen Zellen bleiben zwischen sklerenchymatischen meist unversehrt erhalten und füllen sich wie die letzteren im reifen Samen mit Luft (Taf. V, Fig. 8).

Die auffälligste Ausgestaltung erfahren die Zellen der Innenepidermis des äusseren Integumentes, also der ursprünglich dritten Zellschicht desselben. Sie verdicken ihre dem inneren Integument anliegenden Wände ausserordentlich stark[2]). Während diese Verdickung Platz greift, füllt sich das Lumen mit Kalkoxalatkrystallen — und zwar mit Einzelkrystallen — verschiedenster Grösse an. Diese werden von den Verdickungsschichten bedeckt und liegen dann schliesslich völlig in der mächtig entwickelten Wand eingebettet. Ihre

1) Ueber die Beziehungen des Phloroglucins zur Vanillinsäure sowie zur Gallus- und Phloroglucingerbsäure und den damit in Zusammenhang stehenden Farbstoffen verweise ich auf die Mittheilungen von Th. Waage.

a) Vorkommen und Rolle des Phloroglucins in der Pflanze. (Berichte d. deutsch. bot. Ges., Bd. VIII, Hft. 8, 1890, p. 250 und Naturwissensch. Wochenschrift, Bd. VI. No. 5, 1891.

b) Die Beziehungen der Gerbstoffe zur Pflanzenchemie. (Pharmaceut. Centralhalle 1891, No. 18.)

2) In Bezug auf die Samenaussenfläche müsste man die verdickten Zellwände als die inneren Wände der ursprünglich dritten Zellschicht bezeichnen; morphologisch sind es die Aussenwände der Innenepidermis.

Krystallnatur tritt am schärfsten bei der Beobachtung mit gekreuzten Nicols hervor. Im tiefdunklen Gesichtsfelde leuchtet hierbei die in Rede stehende Zellschicht wie ein Gesteinsgefüge auf, während alle anderen Gewebemassen ausgelöscht sind. Als „leuchtende Linie" tritt auch die aus der Obliteration des Nucellus entstandene Zellhautmasse hervor. Löst man den oxalsauren Kalk mit Salzsäure, so bleiben die Matrizen der Einzelkrystalle als Löcher in der Wandmasse zurück und erwecken den Eindruck, als seien die dicken Wände von Porenkanälen durchzogen[1]). Behandelt man die Schnitte mit Phloroglucin und Salzsäure, so nehmen die Wandverdickungen eine prächtige violettrothe Färbung an. Sie dürfen also als stark verholzt bezeichnet werden. Ich bemerke übrigens, dass sie vor jeglicher Behandlung mitsammt ihren Krystallen im Gegensatz zu allen übrigen Zellen der Samenschale rein weiss erscheinen. Auch die Zellen des inneren Integumentes erfahren nach ihrer Prismentheilung beträchtliche Wandverdickung, welche in der äusseren der beiden Schichten bis fast zum Verschwinden des Lumens führt. Mit der Verdickung bräunen sich die Wände, namentlich der Aussenepidermis, beträchtlich, zeigen aber bei der Phloroglucin-Reaction keine Verholzung. Endlich mag noch Erwähnung finden, dass hin und wieder an den Stellen, wo die Mittelschichten nicht zerdrückt worden sind, einzelne Zellen der Innenepidermis zapfenartig sich zwischen die letzteren einschieben. Auch dieses Verhalten tritt sehr auffällig im Polarisations-Mikroskop hervor.

Die Litteratur über die Entwickelung der Samenschale von Oenothera biennis beschränkt sich auf die schon oben citirte Mittheilung von Röber, welche trotz ihrer Kürze die wesentlichen Punkte richtig zur Darstellung bringt. Die Ausbildung der Mittelschicht findet bei Röber keinerlei Erwähnung. Die irrige Auffassung von der Ausbildung von Kanälen in der „dritten Zellschicht" habe ich schon oben berichtigt. Ihre Verholzung ist von Röber nicht beobachtet worden.

Eine weitere Mittheilung über den Bau der reifen Samenschale giebt Harz[2]). Er geht nicht auf die Entwickelungsgeschichte ein,

---

1) Diese unrichtige Ansicht hat Röber (loc. cit., p. 11) in der That ausgesprochen.

2) Cfr. l. c., p. 870—878.

sondern charakterisirt nur die einander folgenden Zellschichten. Bezüglich der dritten Schicht, der „Krystallzellschicht", wird von ihm behauptet, dass ihre Zellen „dicht erfüllt sind mit Krystallen von oxalsaurem Kalk, welche hier in der Form schönster Krystalle des tesseralen Systems vorhanden sind" und zwar sollen Octaëder, Rhombendodekaëder, Trapezoëder, Tetraëder und Trapezoiddodekaëder vertreten sein. Es ist mir nicht begreiflich, wie Harz diese Krystallformen bei der ausserordentlichen Kleinheit der Objecte zu erkennen vermochte. Zweifellos wird aber die Angabe hinfällig, da bekanntlich der oxalsaure Kalk gar nicht im tesseralen System krystallisirt, sondern nur in den Formen des quadratischen und monoklinen Systems je nach seinem Krystallwassergehalt auftritt[1]).

Endlich giebt auch Holfert[2]) eine kurze Charakteristik der einzelnen Schichten der Samenschale, ohne jedoch auf ihren histogenetischen Zusamenhang einzugehen.

II. Sapindaceae.

Aesculus Hippocastanum L.

Die vielgestaltige Familie der Sapindaceen lässt bei der grossen Mehrzahl ihrer Arten eine Schrägzygomorphie nach dem vierten Kelchblatte hin beobachten (cfr. Eichler's Blüthendiagramme). Denkt man sich nun durch die Mitte des vierten Kelchblattes und das Centrum der Blüthe eine Symmetrieebene gelegt, so nehmen die in der Dreizahl vorhandenen Fruchtblätter in dem Diagramm eine derartige Stellung ein, dass das eine als unpaares in die Symmetrale nach vorn fällt, während die beiden paarigen nahezu in die Richtung des ersten und zweiten Kelchblattes zu stehen kommen.

Bei Aesculus Hippocastanum L. zeigt der dreifächerige Fruchtknoten nach meinen Beobachtungen die Eigenthümlichkeit, dass die Fächerung nur in der unteren Hälfte bis oberhalb der

1) Auch Kny hat in seinen zahlreichen Versuchen über die Bedingungen, unter denen das Auftreten der verschiedenen Krystallformen erfolgen kann, niemals die Bildung tesseraler Krystalle beobachtet. (Cfr. L. Kny, Ueber Krystallbildung beim Kalkoxalat. Ber. d. deutsch. botan. Ges., Bd. 5, Berlin 1887, p. 387—395).

2) Cfr. l. c., p. 294.

nachstehend besprochenen Insertion der Samenanlagen vollständig durchgeführt ist. Im oberen Theile treten die Scheidewände zwar dicht bis an das Centrum heran, doch verwachsen ihre unter Winkeln von 120° zu einander geneigten, ihre innere Kante bildenden Flächen nicht (Taf. VI, Fig. 2).

Von besonderem Interesse ist die Untersuchung der Insertion sowie der Krümmung der Samenanlage. Ueber beide Verhältnisse liegen bisher nur unvollkommene und zum Theil völlig falsche Angaben vor.

Die Art der Placentation lässt sich mit Leichtigkeit aus der Betrachtung der Fruchtknotenquerschnitte feststellen. Ein durch den unteren Theil (etwa im unteren Drittel) eines Fruchtknotens von Aesculus geführter Querschnitt giebt ein Bild, wie es durch Fig. 1 auf Taf. VI veranschaulicht wird. Man sieht in jedes der drei Fruchtfächer eine Samenanlage hineinragen, deren Insertionsstelle etwa in der Mitte der Scheidewand, oft den grösseren Theil derselben einnehmend, beobachtet werden kann. In den drei Fächern sind die Insertionen der einzelnen Anlagen verschieden und zwar in Abhängigkeit von der Rechts- oder Linkswendigkeit der zur Untersuchung gelangenden Blüthe. Ich mache an dieser Stelle auf die bekannte Anordnung der Blüthen von Aesculus in Rispen aufmerksam, deren Partialinflorescenzen einfache Wickeln sind. Letztere sind aber bekanntlich dadurch ausgezeichnet, dass je zwei aufeinander folgende Blüthen antidrom sind, d. h. einer rechtswendigen folgt jedesmal eine linkswendige. Der in Fig. 1 gezeichnete Querschnitt ist so orientirt, dass das unpaare Fach nach oben gewandt ist. Die dasselbe links begrenzende Scheidewand trägt auf jeder Seite eine Samenanlage. Diese beiden Anlagen liegen symmetrisch zu ihrer gemeinsamen Scheidewand. Der vorhergehende tiefer geführte Querschnitt zeigte die beiden Mikropylen der Scheidewand zugekehrt. Die in der Symmetrieebene des Fruchtknotens liegende Scheidewand trägt nur auf ihrer rechten Seite eine Samenanlage, welche mit der Samenanlage des linken der paarigen Fruchtfächer gleichsinnig orientirt ist. Ein durch die Mitte des Fruchtknotens geführter Querschnitt lässt sechs fast völlig gleichgestaltete Placentarwülste erkennen, deren jeder fast die ganze Breite einer Scheidewand überdeckt. Je höher die Querschnitte geführt werden, desto deutlicher tritt die oben erwähnte Trennung der Septen im Centrum hervor.

Zugleich sieht man auch an der Insertion der drei oberen Samenanlagen, dass dieselben den unteren spiegelbildlich gleichen. Zwei derselben sind symmetrisch der das unpaare Fach nach rechts begrenzenden Scheidewand angeheftet und wenden dieser ihre Mikropyle zu. Die Anlage des links unteren Fruchtfaches ist der linken Seite der medianen Scheidewand angeheftet und ist mit der Samenanlage des rechten paarigen Faches gleich orientirt.

Auf allen Querschnitten markirt sich der Innenwinkel der Fruchtfächer als eine tiefe, die Scheidewände gegeneinander abgrenzende Furche, welche oberwärts zu der völligen Trennung der Scheidewände führt. Es muss also ausdrücklich betont werden, dass die Samenanlagen von Aesculus den Scheidewandmitten, nicht dem „Innenwinkel", eingefügt sind und zwar trägt die eine Scheidewand je eines Fruchtfaches die untere Samenanlage, die andere Scheidewand die obere.

Durch zahlreiche Beobachtungen habe ich mich überzeugen können, dass von den beiden Samenanlagen jedes Faches die untere schräg abwärts, die obere schräg aufwärts steigt. Will man sich diese Thatsache vergegenwärtigen, so muss man einen transversalen Längsschnitt durch die mittlere Region eines Fruchtknotenfaches ausführen. Die beiden Anlagen in demselben werden dann stets fast genau median getroffen. Fig. 4 auf Taf. VI zeigt einen derartigen transversalen Längsschnitt, und zwar wurde derselbe durch das linke der paarigen Fächer eines Fruchtknotens von gleicher Art geführt, wie derjenige war, dessen Querschnitte ich oben besprochen habe. Der Längsschnitt durch das rechte paarige Fach ist ihm völlig gleich, während der durch das unpaare Fach ihm spiegelbildlich gleicht.

Der Längsschnitt zeigt nun zunächst wieder die seitliche Placentation sowie die schräg gegeneinander (nicht horizontal übereinander) gerichteten Samenanlagen. Diese Stellung finde ich richtig bei Eichler in der Anmerkung auf p. 349 seiner Blüthendiagramme erwähnt, in welcher er, ohne auf die Insertionsverhältnisse einzugehen, die Samenanlagen von Aesculus als schräg superponirt bezeichnet. Aus der Untersuchung der Längsschnittsbilder geht aber zugleich hervor, dass die Samenanlagen in jedem Fruchtfache verschieden gekrümmt sind. Die untere ist hängend (schief absteigend) apotrop, die obere schief aufsteigend epitrop.

Auffälliger Weise findet man nun bei Bentham und Hooker (cfr. Genera plantar., Bd. I, p. 398) in der Diagnose für Aesculus folgende Angabe:

„Ovula in loculis gemina, angulo centrali superposita, horizontalia vel inferiore ascendente micropyle infera, superiore pendulo, micropyle supera."

Wesentlich dieselbe Beschreibung liefert Baillon (cfr. Histoire des plantes, t. V). Im französischen Texte heisst es auf Seite 386 von den beiden Samenanlagen:

„L'un d'eux, attaché plus bas, est ascendant, avec le micropyle inférieur et extérieur; l'autre est descendant, à micropyle tourné en haut et en dedans."

Diesen Angaben entspricht die lateinische Diagnose auf S. 424. Dass es sich nicht um horizontale Anlagen handeln kann, habe ich schon oben gezeigt. Wenn aber auf Aesculus Hippocastanum L. der Fall bezogen werden soll, dass das untere auf-, das obere absteigt, so finde ich in Wirklichkeit geradezu das Gegentheil. Die Bentham-Hooker'sche und die Baillon'sche Diagnose würden übrigens mit Nothwendigkeit voraussetzen, dass die untere Samenanlage mit ihrem Funiculus den Funiculus der oberen Anlage kreuzt. Es müssten also die beiden Anlagen geradezu in entgegengesetzter Richtung aneinander vorbeiwachsen. Ferner widerspricht die Baillon'sche Angabe auch dem von diesem Autor gegebenen Bilde. Seine irrige Anschauung betreffs des Auf- und Absteigens der Samenanlagen erklärt nun auch die unrichtige Angabe, dass die Mikropyle der unteren Anlage nach unten gewandt sei. Auch Eichler ist in den Bentham-Hooker'schen Fehler verfallen, wenn er für alle Sapindaceen apotrope Samenanlagen angiebt, für welche also im Falle des Aufsteigens die Raphe nach innen und die Mikropyle nach unten liegt. Ich brauche bezüglich des Gegensatzes wiederum nur auf die Fig. 4 zu verweisen.

Die merkwürdige Erscheinung, dass die obere Samenanlage in jedem Fache epitrop, die untere apotrop entwickelt ist, bewirkt nun, im Verein mit der auffälligen campylotropen Krümmung, welche den beiden Anlagen in gleicher Weise eigen ist, dass die beiden Nucellen auf dem Längsschnitte nach der Art eines *s* sich aneinanderschliessen (Taf. VI, Fig. 4). — Die sehr breite Nabelstelle und der Umriss des kurzen, unsymmetrischen Funiculus sind

aus meinen Figuren leicht ersichtlich. Der dicke, aus der Mitte der Scheidewand fast rechtwinklich von einem dieselbe durchsetzenden Leitbündel sich abzweigende Raphestrang tritt in der Mitte der Nabelstelle aus dem Funiculus in den Chalazatheil der Samenanlage über und verzweigt sich unmittelbar unter der verbreiterten Basis des Nucellus, ohne jedoch weit in das Gewebe des äusseren Integumentes einzudringen.

Hat man sich nun die Insertion der Samenanlagen, ihre epi- bezw. apotrope Krümmung und ihre Vertheilung in den drei Fruchtfächern einmal klar gelegt, dann kann es nicht mehr schwer fallen, die höchst merkwürdigen und anfänglich ganz verwirrenden Bilder zu verstehen, welche sich aus Fruchtknotenquerschnitten ergeben. Trifft beispielsweise der Querschnitt die obere in Fig. 3 der Taf. VI wiedergegebene Anlage in der Richtung des Pfeiles *a*, so ergiebt er das in Fig. 2a gezeichnete Bild. Einer der folgenden Querschnitte wird der Pfeilrichtung *b* entsprechen, er liefert dann das Bild 2b, in welchem der basale Theil des Nucellus links, die schief angeschnittene Mikropyle rechts sichtbar wird. Der in der Pfeilrichtung *c* geführte Querschnitt liefert das Bild 2c, in welchem der Querschnitt des Nucellus und des ihn ringförmig umgebenden inneren Integumentes ganz excentrisch liegt, während die grössere Gewebeparthie links dem Chalaza-, Funicular- und event. Placentargewebe entspricht. Die weiteren Querschnitte würden gar kein Nucellargewebe enthalten. Geht dann die Schnittserie in die untere Samenanlage über, so erscheinen in umgekehrter Folge den in Fig. 2a, b, c gezeichneten Bildern analoge, und zwar spiegelbildlich gleiche Ansichten.

Der anatomische Bau der Samenanlagen ist ein verhältnissmässig einfacher. — Die Epidermis des äusseren Integumentes wird von einer zarten Cuticula überdeckt. Ihre Zellen erscheinen auf Längs- und Querschnitten rechteckig und heben sich dadurch deutlich von den fünf bis sechs folgenden Zellschichten als rundliche Intercellularen zwischen sich lassende Parenchymzellen ab. Die Zellen der etwas weniger deutlichen inneren Epidermis zeigen wiederum eine mehr quadratische Form. — Das innere Integument fand ich meist vierschichtig. Seine Epidermiszellen sind, parallel der Umrisslinie des Nucellus, gewöhnlich langgestreckt. Abweichenden Bau zeigen beide Integumente in der Mikropyleregion. Das

innere Integument überragt nämlich das äussere und überwölbt den von letzterem gebildeten Exostomrand. Hier vermehrt sich nun die Schichtenzahl auf sechs bis sieben, und die Epidermiszellen der beiden Integumente erfahren eine grössere Streckung senkrecht zur Oberfläche der Samenanlage.

Im Gegensatz hierzu ist das massig entwickelte Parenchymgewebe am Nabel und auf der Rapheseite, bis zur Chalaza hin, äusserst kleinzellig und sehr plasmareich. Das gleiche gilt von dem Gewebe des stark gekrümmten Nucellus, welcher sich an der Chalaza kolbenförmig erweitert.

Von den sechs Samenanlagen jedes Fruchtknotens bildet sich bekanntlich meist nur eine (seltener zwei oder gar drei) zum reifen Samen heran. Die obliterirenden Anlagen kennzeichnen sich auf Längsschnitten frühzeitig durch das Zusammenschrumpfen ihres Nucellus. Die Schrumpfung betrifft den Mikropyletheil des Nucellus, welcher zugleich tiefbraune Färbung annimmt. Auch an einzelnen Stellen der Integumente treten derartige Färbungen, rostfarbigen Flecken ähnelnd, auf[1]).

Ist die Samenanlage durch die Befruchtung zur Weiterentwickelung befähigt worden, so sieht man vom Mikropyleende aus den anfänglich langgestreckten Embryosack chalazawärts vordringen. Bald findet eine vollständige Resorption des ganzen Nucellus statt; auch die Embryosackwand selbst fällt dem Auflösungsprocesse anheim. In jungen, etwa erbsen- bis haselnussgrossen Samen findet man nur noch eine grosse mit Flüssigkeit erfüllte Höhle, welche in ihrer Form dem ursprünglichen Nucellus entspricht. Nur muss man sich die Krümmung desselben noch stark vermehrt und die kolbenförmige basale Parthie um das zehn- und zwanzigfache vergrössert denken (Taf. VI, Fig. 5—7). Es geht hieraus hervor, dass der Haupt-

1) Nach den Angaben von Th. Waage (cfr. „Ueber haubenlose Wurzeln der Hippocastanaceen und Sapindaceen", Dissert., Erlangen 1891; Ber. d. deutsch. bot. Ges., Jahrg. 1891, Bd. IX, Heft 6) speichert die Samenschale von Aesculus in reichem Maasse gerbstoffartige Körper, Phloroglucin und Phlobaphene, auf. Nach Fontanelle enthalten die reifen Samen 2 % Gerbstoffe. Unzweifelhaft ist nun die beobachtete Färbung auf Oxydationsprocesse zurückzuführen, welche durch den in Folge des Schrumpfens bedingten Zutritt und die Einwirkung der Luft hervorgerufen werden.

zuwachs bei der Samenbildung der Chalazaparthie zufällt. Die Gestalt der Höhle steht in engster Correlation zur Ausbildung des Embryos, dessen Kotyledonen in dem kolbenförmigen Raume der Embryonalhöhle zur Entwickelung kommen, während die Radicula den engen, kanalartigen Theil nach der Mikropyle hin ausfüllt. Ist nun der Same ausgereift, so ist der Keimling so gekrümmt, wie der der notorrhizen Cruciferen. Es bleibt aber das Gewebe zwischen der Radicula und dem ihr zunächst liegenden Kotyledo erhalten. Es ist dies gerade diejenige Region der Samenanlage, an welcher die ideale Naht zwischen dem äusseren Integument und dem Funiculus gesucht werden müsste. Schneidet man einen solchen parallel zur Nabelfläche quer durch, so sieht man dementsprechend die Radicula in einer Tasche, welche ganz und gar der Samenschale angehört. In Bezug auf die Cotyledonen und den dieselben umgebenden Theil der lederartigen Samenschale erscheint die Tasche für das Würzelchen seitlich und ist an jedem reifen Samen sofort erkennbar, da sie sich in Folge einer Abgrenzung durch zwei seitliche, seichte Furchen schon äusserlich deutlich abhebt. Die eigenartige Taschenbildung in der Samenschale ist meines Wissens bisher noch nicht entwickelungsgeschichtlich aufgeklärt worden.

Was nun den Ausbau der Samenschale betrifft, so ist zu bemerken, dass die Zellen der Epidermis des äusseren Integumentes unter anfänglich gleichmässiger Verdickung aller ihrer Wände eine schwach palissadenförmige Gestalt annehmen, doch tritt vielfach eine unregelmässige Zerrung der Radialwände ein. Bei der definitiven Ausgestaltung treten aber ausserordentlich merkwürdige Zellwandverdickungen, einer tertiären Membranverdickung entsprechend, auf. In den einfachsten Fällen sieht man halbkugelige oder rundlich zapfenartige Gebilde in das Lumen hineinragen, welche sich in anderen Fällen zu unregelmässig gewundenen Leisten und balkenartigen Protuberanzen vereinigen (Taf. VI, Fig. 8). In manchen Fällen erhält man den Eindruck, als ob die Verdickungen soliden Mycelsträngen ihren Ursprung verdankten. In zahlreichen Zellen erblickt man sie aber auch als zarte, netzförmige Leisten, welche in der Durchschnittsansicht der Wand ein zackiges Aussehen verleihen. Endlich finden sich Zellen, in welchen die Leisten mit ihren zarten Protuberanzen ein so dichtes Flechtwerk bilden, dass die ganze Innenwand porös oder corrodirt erscheint. Einen ähnlichen Fall

habe ich auch bei Ricinus beobachtet[1]) und, wie es scheint, haben derartige Verdickungsformen bei der Ausbildung von Samenschalen eine weite Verbreitung, wie dies auch besonders aus den neuesten Publicationen von A. Meunier (cfr. loc. cit.) hervorgeht. Bei Aesculus gehören die Verdickungen vornehmlich den Seiten- und Innenwänden der Epidermiszellen an.

Die folgenden Parenchymschichten haben sich während der Samenentwickelung ausserordentlich vermehrt, so dass ihre Zahl, wie schon Holfert (loc. cit. p. 300) angiebt, bis auf achtzig Zellschichten steigen kann. Unterhalb der Epidermis sind die Zellen dieser Schichten in tangentialer Richtung mehr oder weniger gestreckt, auch lassen sie enge, gewöhnlich dreiseitige Intercellularräume zwischen sich. Die Wände aller dieser Zellen entsprechen bezüglich ihrer Dicke der starken Ausbildung der Oberhautzellen. Sie communiciren unter einander durch zahlreiche Porenkanäle, welche nach dem Lumen der Zelle hin sich mehr oder weniger deutlich erweitern. Die Grenzlinie des Lumens erscheint dadurch in der Mehrzahl der Zellen gekerbt oder wellenförmig gebuchtet. An den Stellen, an welchen die dreieckigen Intercellularräume entwickelt sind, erscheinen die Zellecken wegen der Tüpfelung ähnlich wie die Mehrzahl typischer Collenchymzellen. Je weiter man sich aber von der Epidermis entfernt, um so grösser werden die Intercellularen. Der überwiegende Theil der Innenschichten besteht aus parallel zur Samenoberfläche verzweigten Zellen, so dass auf den Schnitten die Verzweigungen ähnlich wie die Mycelfäden im Marktheile vieler Flechten aussehen. Die innersten Schichten, welche dem Embryo unmittelbar anliegen, unterscheiden sich häufig durch die hellere Färbung. Eine scharfe Grenze, die etwa auf die Anlagerung des inneren Integumentes an das äussere schliessen liesse, ist mit Ausnahme der Mikropyle nirgends zu constatiren. Nur an letzterer lassen sich noch einige Reste des ehemaligen inneren Integumentes mit Sicherheit erkennen. Streckenweise wird die innere Grenze der Samenschale von formlosen bräunlichen Massen gebildet, welche gleichfalls als Reste der resorbirten und beim Wachsthum des Keimlings zerdrückten Massen des Nucellargewebes wie des inneren Integumentes zu betrachten sind.

1) Cfr. Berichte der Pharmaceut. Gesellsch., Bd. II, Berlin 1892, p. 12 u. 13.

Oberflächenschnitte, von der reifen Samenschale entnommen, zeigen die Epidermiszellen als polygonale Elemente, welche nach keiner Richtung hin eine bevorzugte Streckung erfahren (Taf. VI, Fig. 9). Die Mittellamellen heben sich durchweg an dünnen Schnitten deutlich hervor. Die schon oben erwähnte netzartige oder fein gekörnelte Ausbildung der das Lumen auskleidenden Innenlamelle zeigt sich auch hier wieder in sehr auffälliger Weise. Diese eigenthümliche Structur kommt aber nicht allen Oberhautzellen zu. Man sieht vielmehr allerwärts zwischen gekörnelten Zellen wieder einzelne Gruppen mit nahezu glatter Contour ihres Lumens auftreten. Die Oberhautzellen sind also in ausgesprochener Weise polymorph. Die Vertheilung ihrer Formen lässt keine Regelmässigkeit erkennen.

Parallel zur Oberfläche durch die folgenden Schichten geführte Schnitte entsprechen den Querschnittsbildern. In den tieferen Schichten (Taf. VI, Fig. 10) erscheinen die armförmigen Fortsätze wie Balken, welche die Intercellularen nach allen Richtungen durchsetzen, und erinnert das Bild lebhaft an die bekannten Darstellungen der Caulerpazellen, obwohl hier ganz andere Verhältnisse vorliegen.

III. Tropaeolaceae.

Tropaeolum majus L.

Die Untersuchung der Samen von Tropaeolum setzt eine genaue Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der Samenanlagen, von der Periode vor der Befruchtung beginnend, voraus, weil die Entwickelung des Embryos und seiner weiterhin zu erwähnenden Anhängsel sich wesentlich anders wie bei der grossen Mehrzahl der Mono- und Dikotyledonen vollzieht. Tropaeolum wurde deshalb auch wiederholt der Gegenstand eingehender Untersuchungen, deren Resultate aber in der neueren Litteratur, von 1863 an, auffälliger Weise gar nicht mehr Berücksichtigung gefunden haben. Ich will deshalb nicht unterlassen, die ältere Litteratur soweit heranzuziehen, wie dies zum Verständniss meiner weiteren Darstellung wünschenswerth ist.

Zunächst weise ich auf den eigenartigen Bau des aus drei, nach $\frac{1}{2}$ orientirten Fruchtblättern, gebildeten Gynaeceums hin,

welches sich bekanntlich frühzeitig apocarp ausgestaltet, indem die Ovarfächer fast kugelig anschwellen, um sich schliesslich von der in den einfachen Griffel auslaufenden Mittelsäule loszulösen. Wie bekannt, hängt in jedes Fruchtfach eine epitrop-anatrope Samenanlage vom oberen Innenwinkel herab, deren Entwickelung zuerst von Schleiden[1]) im Jahre 1839 verfolgt worden ist. Wie dieser Forscher angiebt, zeigt die jugendliche Anlage zwei deutliche Integumente, von welchen das innere das Exostom so erweitert und durchwächst, dass es wie ein breiter Pfropf die unter ihm gelegene Kernwarze bezw. den grossen Embryosack überdeckt. Der Mikropylekanal durchzieht diesen pfropfähnlichen Endostomrand des inneren Integumentes excentrisch. Er liegt dem Funicularrande bedeutend näher als der Aussenfläche der Anlage (Taf. VII, Fig. 1).

Sehr frühzeitig tritt nun eine derartige Erweiterung des Embryosackes ein, dass derselbe die median nach vorn fallende (dem Aussenrande der Samenanlage genäherte) Parthie des inneren Integumentes völlig resorbirt. Der Embryosack liegt hier also auf eine weite Strecke hin (von Fig. 1a—b) dem äusseren Integument unmittelbar an, während auf der gegenüberliegenden Seite das innere Integument mit dem Raphetheile der Samenanlage zu einer dicken Gewebemasse vereinigt ist, in welche sich das aus dem vertical aufsteigenden Bündel der Fruchtknotenmittelsäule abzweigende Raphebündel unter energischer Krümmung hineinzieht. Ich will schon hier bemerken, dass das parenchymatische Gewebe dieses Theiles der Samenanlage mit Stärke erfüllt ist. In der Nähe des Embryosackes vermindert sich der Stärkereichthum bis zum völligen Schwinden. Die Zellen des vom inneren Integument gebildeten Endostoms erscheinen völlig inhaltsleer. Der untere Theil des Embryosackes dringt schon frühzeitig in das Gewebe des basalen Theiles der Samenanlage ein. — Da sich keine Grenze zwischen dem äusseren Integument und einem Nucellargewebe auf der ganzen Strecke von *b* bis zum unteren Scheitel *c* der Samenanlage in meiner Figur beobachten lässt, so muss der gesammte die grössere Masse der Anlage bildende Gewebetheil als eine Chalazawucherung gedeutet

1) Cfr. loc. cit., p. 54—56 und Taf. VIII, Fig. 120—125.

werden[1]), analog wie diejenige, welche ich bei Ricinus beobachtet und beschrieben habe[2]). Auch hier tritt aber eine Sonderung der Gewebe, vornehmlich in Folge des verschiedenen Inhalts ihrer Zellen, augenfällig hervor. Während nämlich die Zellen des oberen Abschnittes der Samenanlage sich unter mehr oder minder beträchtlicher Längsstreckung ihres ursprünglichen Stärke- und Plasmagehaltes entledigen, bilden die Zellen der unteren grösseren Hälfte derselben ein durch Plasmareichthum ausgezeichnetes kleinzelliges Meristemgewebe, welches von der plasmaärmeren Epidermis aus fast quadratischen Zellen gleichmässig überzogen wird. Die Meristemschichten verlaufen namentlich in der Nähe des unteren Theiles der Anlage parallel mit ihrem Umrisse und keilen sich dann nach oben hin allmählich so aus, wie es die Fig. 1 auf Taf. VII darstellt.

Ein Herausdrängen des Endostomtheiles des inneren Integumentes über das Niveau des Exostoms, wie es Schleiden zeichnet (cfr. loc. cit. Fig. 120), kommt in Wirklichkeit nicht vor. Bilder, welche darauf hindeuten, sind nur durch das Anschneiden bei der Präparation der Objecte entstanden[3]).

Ehe nun die Entwickelung des Embryos stattfindet, ist der Embryosack weit in dem Basaltheile der Samenanlage vorgedrungen. In den von mir beobachteten Fällen konnte ich wiederholt unmittelbar unter dem Mikropylekanal die grosse kugelige Oosphäre und die beiden kleineren Synergiden mit ihren Kernen deutlich erkennen.

---

1) Auf die Thatsache, dass die Chalaza besonders massig entwickelt ist, haben schon Hofmeister[1]), Schacht[2]) und Hegelmaier[3]) hingewiesen, ohne sich jedoch näher darüber auszulassen, ob sie nur den unterhalb des Embryosackes befindlichen Gewebecomplex oder die ganze Masse der Samenanlage, so weit man nicht die Grenze der Integumente nachweisen kann, verstanden sehen wollen.

1) W. Hofmeister, Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen, Leipzig 1849, p. 53.

2) H. Schacht, Ueber die Entstehung des Keimes von Tropaeolum majus. Botan. Ztg., Berlin 1855, Sp. 642.

3) F. Hegelmaier, Vergleichende Untersuchungen über Entwickelung dikotyledoner Keime, Stuttgart 1878, p. 156.

2) Berichte der Pharmaceutisch. Gesellsch., Bd. II, Berlin 1892, p. 10 u. 11.

3) Offenbar will Hegelmaier dieselbe Thatsache zum Ausdruck bringen, wenn er (loc. cit., p. 156) sagt:

„die Mündung des inneren Integumentes liegt frei, da die des äusseren sich in gleichem Niveau mit ihr befindet."

Schon vor Schleiden hat Brongniart (loc. cit. pag. 233) die Samenanlage von Tropaeolum untersucht. Seine Angabe, dass die Kernwarze (mamelon de l'amande) die Oeffnung der Integumente verschliesst, wurde bereits durch den erstgenannten Autor widerlegt, ohne dass dieser jedoch auf die Brongniart'sche Arbeit Bezug nimmt. Dagegen macht Dickson[1]) im Jahre 1863 auf jene Mittheilung aufmerksam. Er ist der Meinung, dass Brongniart durch einen Schiefschnitt zu der vorerwähnten irrigen Ansicht geführt wurde und dass er den geschwollenen Rand des inneren Integumentes für den „apex" des Nucellus gehalten habe. Ich kann mich dieser Ansicht nur vollständig anschliessen.

Obwohl nun durch Schleiden bereits das Verschwinden des inneren Integumentes bis auf den Mikropyletheil richtig erkannt war, so wird doch, wenige Jahre später, wieder von Giraud[2]) berichtet, dass die Samenanlage von Tropaeolum mit nur einem Integumente ausgestattet sei („the nucleus has only one tegumentary membrane [primine?]"). Die von ihm gegebene Abbildung ist infolge dessen, in Bezug auf die Abgrenzung der Integumente, gleichfalls incorrect. Giraud's Ausführungen werden von Wilson[3]) widerlegt. Letzterer Forscher erklärt aber weiterhin, dass man den Nucellus, obwohl seine Abgrenzung vom inneren Integumente schwer zu bestimmen sei, als einen „flask-shaped body" bezeichnen müsse.

Diese Ansicht Wilson's vermag ich nicht zu theilen, da die flaschenförmige Abgrenzung, wie aus meiner obigen Darstellung hervorgeht, lediglich in der durch die Verschiedenheit der Inhaltsmassen bedingten Gewebesonderung des Chalazatheiles begründet ist. Eine Grenze zwischen Nucellus und Integument ist hier garnicht vorhanden und denkbar. — Wilson verfällt also in denselben Fehler wie Schleiden, und beiden folgte später Schacht[4]), welcher für

1) Alex. Dickson, Observations on the Embryogenie of Tropaeolum majus. (Read before the Botanical Society of Edinburgh, Dec. 11, 1862; New series, vol. XVII, No. 2 — April 1863, p. 251 ff.

2) Herb. Giraud, Contributions to Vegetable Embryologié, from Observations on the Origin and Development of the Embryo in Tropaeolum majus. (Transactions of the Linnean Society, vol. XIX, p. 162, London 1845.)

3) W. Wilson, On the Embryo of Tropaeolum majus. Hooker's London Journal of Botany, vol. II, London 1843, p. 623 ff.

4) H. Schacht, Entwickelungsgeschichte des Pflanzen-Embryon, Amsterdam 1850, p. 149.

Tropaeolum angiebt, dass zur Blüthezeit der Embryosack die Kernwarze schon gänzlich resorbirt habe; „der Knospenmund wird durch zwei Integumente gebildet, während der untere Theil des Nucellus, ganz wie es Schleiden beschrieben, nur von einer einfachen Knospenhülle bedeckt wird."

In der weiteren über Tropaeolum vorliegenden Litteratur konnte ich Angaben über die Abgrenzung der Integumente und des Nucellus nicht auffinden.

Ein höchst merkwürdiges Verhalten zeigt der im Embryosack zur Entwickelung kommende Keimling. Derselbe entsteht, wie es besonders durch die angeführten Arbeiten von Wilson und Dickson richtig erkannt worden ist, in der Weise aus der befruchteten Eizelle, dass dieselbe durch Quer- und spätere Längstheilungen zu einem fadenförmigen Suspensor auswächst, dessen untere Kuppe, innerhalb der aus dem Embryosack gebildeten Embryonalhöhle, die Gestalt der Embryonalkugel erscheinen lässt. Aus derselben entwickeln sich dann in den späteren Zuständen die beiden dickfleischigen, mit ihren Mittelrippen in die Mediane der Samenanlage fallenden Kotyledonen und ein äusserst verkürztes Keimwürzelchen, in dessen Nähe sich die Suspensorzellen papillös hervorwölben (cfr. Taf. VII, Fig. 4).

In Folge der mit der Ausbildung des Keimlings stetig fortschreitenden Resorption der den unteren Theil der Samenanlage bildenden Gewebemassen der Chalaza findet eine mächtige Erweiterung der embryonalen Höhle statt. Während nun in dieser Höhle, wie wir gesehen haben, die Ausbildung des Supensors und des von ihm getragenen Embryo vor sich geht, entwickelt die aus der ersten Quertheilung der befruchteten Oosphäre entstandene basale Zelle des Suspensors gleichzeitig zwei seitliche Anhängsel, deren Erklärung zu wiederholten Malen Gegenstand der Controverse gewesen ist.

Bereits Adolphe Brongniart erkannte, dass die Basis des Suspensors stark anschwillt und einen an der Aussenseite des Lumens herablaufenden, wurzelartigen Fortsatz treibt, welchen er aber für eine eigenartige Ausgestaltung der Keimwarze hielt[1]).

---

1) Das von Brongniart (loc. cit. pl. 44, Fig. 2) gegebene Bild, auf welches dieser Autor mehrfach hinweist, konnte ich trotz vieler Bemühungen nicht ver-

Genauer war die Darstellung Schleiden's (cfr. loc. cit. pag. 55), welcher die Zusammengehörigkeit des in der Eihöhle liegenden Suspensorastes mit dem nach seinem Austreten aus der Samenanlage sich zwischen der letzteren, sowie der inneren Pericarpwandung fortsetzenden Schenkel nachwies. Diese Thatsache wird dadurch nicht geändert, dass Schleiden, wie bekannt, von der gänzlich falschen Ansicht beherrscht wurde, der Embryo aller Blüthenpflanzen gehe aus der Anschwellung der in den Embryosack eindringenden Pollenschlauchspitze hervor. Schleiden glaubte, dass die Pollenschlauchspitze durch Zelltheilungen zunächst eine Art Knöllchen erzeuge und dass aus diesem die Entwickelung der beiden Suspensoräste resultire.

Fast gleichzeitig mit Schleiden hat Meyen (loc. cit. p. 331ff.) die Embryoentwickelung von Tropaeolum verfolgt. Er bestätigte die Brongniart'schen Angaben insofern, als er den um die äussere Seite des Samens herumlaufenden „Faden, der seinen Ursprung aus dem Exostomium oder der Mikropyle des Samens nimmt" und ausserdem einen kürzeren, ebenfalls vom Exostomium ausgehenden, auf der inneren Seite des Samens herablaufenden Faden beobachtete. Mitunter will Meyen auch noch einen dritten, aber noch kürzeren Faden ebendaselbst gesehen haben. Den Zusammenhang aller Anhängsel mit dem wirklichen Träger des Embryo hat Meyen wie Schleiden richtig erkannt[1]).

Giraud (loc. cit. p. 161ff.) vervollkommnete die Meyen'schen Untersuchungen nach der entwickelungsgeschichtlichen Seite. Er huldigt (cfr. p. 163) der damals noch nicht geklärten, von Meyen vertretenen Vesiculartheorie, welche, wie es der Wahrheit entspricht, die Entwickelung des Embryo aus einem „Keimbläschen", d. h. der Eizelle, ableitet. Giraud sah den engen Mikropylekanal bis an die Spitze des Nucellus und an den Embryosack heranreichen[2]).

---

gleichen. Die Série I, t. XII der Ann. scienc. nat. vom Jahre 1827 war in den mir zugänglichen Berliner Bibliotheken nicht vorhanden. Ich fand nur ein einziges Exemplar in der königl. Bibliothek und in diesem fehlten leider die zugehörigen Tafeln.

1) Es ist von Interesse zu erfahren, dass Meyen in sämmtlichen Zellen der Suspensoräste dieselbe Rotationsströmung beobachtete wie in den Zellen der Vallisneria.

2) Dass Giraud den Mikropylekanal im Exostom verlaufen lässt, entspricht seiner irrthümlichen Vorstellung über das Vorhandensein von nur einem Integumente.

Er beschreibt die Eizelle und den aus ihr hervorgehenden mit der Embryonalkugel endenden Suspensor, an dessen Basis ein „process of cellular tissue“ hervorsprosst. Ferner hält er es im Interesse des besseren Verständnisses für erwünscht (loc. cit. p. 166), den Suspensorast, welcher den Embryo trägt und ernährt, in Homologie mit dem Nabelstrange thierischer Embryonen als Funiculus zu bezeichnen und den Funiculus der Samenanlage in Podosperm umzutaufen. Leider ist diesem Vorschlage nicht Folge gegeben worden.

Den frei nach aussen tretenden Suspensoranhang deutet Giraud als ein Organ für die Ueberführung von Nährstoffen in den Embryosack und vergleicht seine äusserste Spitze mit der Spongiola der Wurzeln.

Die vorzüglichste Darstellung des Sachverhaltes lieferte aber W. Wilson in der schon citirten Arbeit. Er wies zuerst nach, dass das frei nach aussen tretende Anhängsel nicht, wie Schleiden angab, durch die Mikropyle nach aussen gelangt, sondern in Folge der Resorption der Integumente, unmittelbar unterhalb der Mikropyle frei wird[1]). Ausserdem fand aber Wilson, dass ein zweites Anhängsel durch den „Hals“ der Samenanlage hindurch in den Funiculus hineinwächst und, dem Verlaufe des sich spaltenden Raphebündels folgend, senkrecht nach unten die Mittelsäule des Gynaeceums, bis zum Blüthenboden hin, durchzieht. Ich kann diese Angaben durch meine Untersuchungen in allen Punkten vollauf bestätigen.

Schacht, welcher, der Schleiden'schen Pollenschlauchtheorie anhängend, im Jahre 1850 in seiner „Entwickelungsgeschichte des Pflanzen-Embryon“ die Keimentwickelung von Tropaeolum majus von Neuem verfolgte und auf Tafel 23 abbildete, ging in seinen Deutungen vollständig fehl. Doch corrigirte er sich nach Kenntnissnahme der Wilson'schen Angaben und auf Grund neuer Untersuchungen durch die Arbeit „Ueber die Entstehung des Keimes von Tropaeolum majus[2]),“ in welcher er sehr vorzügliche Abbildungen lieferte.

---

1) Loc. cit., p. 625 heisst es:
„it perforates the coats of the ovule immediately below the micropyle.“

2) Botan. Ztg. 1855, Sp. 641—652, Tafel 9. — Die Arbeit erschien auch französisch in den Ann. scienc. nat., 4. série, t. 4, p. 47—58 av. pl. III et IV.

Bald nach Schacht veröffentlichte Chatin ein „Mémoire sur la famille des Tropéolees“ [1]). Im Text weist er darauf hin, dass ausser Brongniart der frei nach aussen tretende Suspensorfortsatz von Herbert Girandoell[2]) und C. Richard „Anatomie du fruit[3])“ beobachtet sei. Chatin selbst hat die Embryoentwickelung von Tropaeolum nicht verfolgt und weiss auch den ihm bekannt gewordenen Darstellungen über den Bau der Samenanlage nichts Erwähnenswerthes aus seinen Beobachtungen hinzuzufügen. Er giebt aber (cfr. pl. 21, Fig. 2) das Bild eines medianen Längsschnittes durch eines der Fruchtfächer, wodurch auch die Gestalt der median geschnittenen Anlage veranschaulicht werden soll. Bei aller Zierlichkeit der Ausführung ist aber diese Wiedergabe absolut falsch. Der den Embryo tragende Suspensorast (er ist sammt dem Embryo incorrect gezeichnet) steht mit dem freien Anhängsel in gar keinem Zusammenhang. Der Placentarfortsatz ist Chatin nicht bekannt gewesen und dementsprechend auch nicht gezeichnet. Endlich zeigt die Samenanlage keine Mikropyle, und ebensowenig die durch Stricturen gekennzeichnete Parthie der Embryonalhöhle.

Die Richtigkeit der Wilson'schen Angabe fand im Jahre 1858 auch noch bei Hofmeister (loc. cit. p. 93) eine erneute Bestätigung, womit man die morphologisch-entwickelungsgeschichtliche Frage der Embryobildung von Tropaeolum nunmehr als erledigt betrachten darf.

Die physiologische Seite wurde zuerst von Dickson in Erwägung gezogen. Er bezeichnete (loc. cit. p. 251 ff.) das frei nach aussen tretende Anhängsel als „extraseminal root“ und den in die Placenta hineinwachsenden Gewebekörper als „placental root“. Beide sind nach Dickson seitliche Auswüchse des knolligen Suspensortheiles und dienen der Nahrungsaufnahme für den Embryo. Sie fungiren also nur während der Ausbildungsperiode des Samens, nicht aber während der Keimungsvorgänge, zu welcher Zeit beide Anhängsel vertrocknet sind. Auch diese letztere Beobachtung, welche

1) Annal. scienc. nat., 4. série, t. 5, p. 283 ff.

2) Eine Mittheilung von einem Autor dieses Namens konnte ich nirgends ausfindig machen. Es ist zweifellos Giraud gemeint, dessen Name durch einen Druckfehler entstellt vorliegt, umsomehr als auch auf p. 303 von Chatin ausser Brongniart Herbert Giraud citirt wird.

3) Diese Arbeit konnte ich leider nicht vergleichen.

übrigens schon von Schacht (Botan. Ztg. 1855, p. 647) verzeichnet wurde, kann ich bestätigen.

Weiterhin verfolgte Hegelmaier (loc. cit. p. 161—163) die Frage nach der Entwickelung und der Function der Suspensorfortsätze. Die Arbeiten von Brongniart, Wilson und Giraud waren ihm (cfr. loc. cit. p. 156 Anm. 1) nicht zur Hand. Dickson's Mittheilung ist Hegelmaier entgangen. Er ist der Meinung, dass die physiologische Bedeutung des dorsalen Fortsatzes als eines Organes zur Resorption von Nahrungsstoffen nicht in Betracht kommen kann. Für den Placentarfortsatz hält er die Resorption der im umliegenden Gewebe gespeicherten Stärke für wahrscheinlich. Wenn Hegelmaier schliesslich meint, dass den Anhängseln eine mechanische Leistung zufällt, indem sie dazu dienen „den an einem dünnen langen Stiel in der weiten Keimsackhöhle freihängenden Keimanfang in dieser Lage zu fixiren", so möchte ich dem nicht beistimmen, weil der den Embryo tragende Suspensorast sich frühzeitig unterhalb der Mikropyle festkeilt.

Baillon legt in seiner „Histoire des plantes" (t. 5 p. 16 Anm. 1) den beiden Appendices des Suspensors die Bezeichnung „diverticulum" bei. Wo dieser Ausdruck zum ersten Mal in Vorschlag gebracht wird (ob hier?) konnte ich nicht eruiren.

Bis zum Jahre 1879 war die eigenartige Verzweigung des Suspensors von Tropaeolum majus eine einzig dastehende Anomalie. In diesem Jahre gab M. Treub seine schätzenswerthen „Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées" heraus. In dieser Arbeit zeigt er, dass bei der Familie der Orchideen mehrfach ein Auswachsen der Zellen des Suspensors vorkommt, dass mithin die Suspensoren in einigen Fällen, nach Art von Haustorien, welche sich in haarartige Fäden auflösen, zu Absorptionsorganen entwickeln.

In allen den vorerwähnten Untersuchungen hat die Entwickelung der Samenschale von Tropaeolum keine Berücksichtigung gefunden. Die ersten Mittheilungen über deren Bau giebt Strandmark in seiner bereits citirten Dissertation. Derselbe berichtet, dass die Zellen der Samenschale alle von gleichem Aussehen sind. Sie schliessen dicht aneinander, sind sehr resistent gegen Reagentien und ziemlich regelmässig in Reihen geordnet. Ihre Aehnlichkeit mit Korkzellen, deren parallelepipedische Form sie auch besitzen, sei

mithin eine unverkennbare. Durch den bräunlichen Inhaltsstoff der äussersten Zellreihen werde die Farbe des Samens bedingt.

Etwas ausführlicher sind die einzelnen Schichten von Holfert (loc. cit., p. 299) unterschieden worden. Nach ihm besteht die reife Samenschale aus:

„1. Epidermis unregelmässiger Zellen.
2. Nährschicht collabirten Gewebes mit farblosen Wandungen.
3. 3—4 Reihen unregelmässiger, mässig verdickter, theilweise mit röthlich-braunem Schleiminhalt erfüllter Parenchymzellen.
4. Nährschicht, obliterirt, in engem Zusammenhang mit dem starkwandigen, getüpfelten, eiweiss- und stärkeerfüllten Parenchym stehend.

Im halbreifen Zustande finden sich grosse Stärkekörner, von 2,7 bis 12 μ Durchmesser im äusseren, obliterirenden, zu dieser Zeit aber noch turgescenten Gewebe. Das innere Gewebe ist obliterirt, das mittlere, nicht obliterirende, noch dünnwandig, mit körniger Substanz erfüllt, die sich mit Jod bräunt. In sehr frühem Zustande ist die innerste Schicht mit feinkörniger Stärke (höchstens 2,5 μ gross) erfüllt. Dieses Stadium liegt um ein Geringes nach dem Befruchtungsvorgange. —“

Wie sich diese einzelnen Schichten aus der Samenanlage entwickeln, ob sich das äussere Integument daran betheiligt, ob sich die Samenschale, soweit sie vom Diverticulum bedeckt ist, abweichend verhält, alle diese Fragen sind bisher noch nicht erörtert worden.

Will man sich von der Ausgestaltung der Samenanlage zum reifen Samen ein klares Bild verschaffen, so muss man an der ersteren zwei vertical übereinander liegende Regionen unterscheiden. Die erste Hälfte, die obere, reicht von der Insertion der Anlage bis zu derjenigen Parthie, in welcher das lange Zeit meristematisch bleibende Gewebe beginnt; die untere Hälfte wird von letzterem Gewebe gebildet und später von dem Embryo bezw. dessen Kotyledonen und der braunen Samenschale eingenommen. Im jugendlichen Zustande sind beide Abschnitte der Anlage ungefähr von gleicher Ausdehnung. Während aber die obere Hälfte unter völliger Entleerung ihrer längsgestreckten Zellen jegliches Wachsthum einstellt, vergrössert sich die untere beständig, bis sie im nahezu reifen Samen

das Vierfache ihrer Länge erreicht hat. Auf den Rauminhalt bezogen, würde also die untere Hälfte der Samenanlage etwa die vierundsechszigfache Grösse der oberen erlangen. Im völlig reifen Samen verschrumpft dann dieser obere Theil unter Verkürzung zu einer gelbbraunen Masse, welche den Samen nach seinem Scheitel hin abschliesst.

Ich will zuerst das Verhalten der oberen Hälfte der Samenanlage verfolgen. Dieselbe wird in der jugendlichen Anlage durch den in Fig. 1 auf Taf. VII bezeichneten Rest des inneren Integumentes mit der Mikropyle, sowie durch die Ränder des äusseren Integumentes nach aussen hin abgeschlossen. Die abwärts folgenden Gewebeschichten verlieren, ohne dass Theilungen in ihnen stattfinden, unter gleichzeitiger Längsstreckung zusehends ihren Stärkegehalt. Gleichzeitig vergrössert sich im Innern, unter Resorption der begrenzenden Zellen, die den Embryosack ersetzende Embryonalhöhle, in deren Mikropyleende an Stelle der in Fig. 1 gezeichneten Eizelle nunmehr der Embryo bezw. der Suspensor desselben (Taf. VII, Fig. 2) zur Entwickelung kommt[1]). Bald darauf erfolgt auch die Aufzehrung des äusseren Integumentes, dicht unterhalb des Exostomrandes in der von Wilson angedeuteten Weise und gestattet dem frei nach aussen ragenden Suspensor den Durchtritt. Derselbe ist durch seine stark verlängerten, engen sowie äusserst zarten und dünnwandigen Zellen sofort zu erkennen und wächst nunmehr nach abwärts, um die Samenanlage herum. Nach der Spitze hin sind seine Zellen plasmareich und machen den Eindruck eines mit Spitzenwachsthum seiner Elemente ausgestatteten Hyphenbündels. Es ist hier also kein kleinzelliges Meristem und auch keinerlei Andeutung eines Haubengewebes vorhanden. Gewöhnlich endet der freie Suspensoransatz an der Stelle, wo das plasmareiche Gewebe der unteren Hälfte der Anlage beginnt. Nimmt dieses an Umfang zu, so wird das Anhängsel stark gedrückt und presst sich bisweilen so gegen die Samenanlage, dass deren Aussenwand einen der Form des Anhängsels entsprechenden Eindruck erleidet. Trotz dieser Einengung vermag die Spitze weiter zu wachsen, ohne einen besonderen Einfluss auf die Gewebe des Chalazatheiles erkennen zu lassen.

1) Ueber die Zelltheilungsvorgänge, welche zur Suspensor- und Embryobildung führen vergl. ausser Schacht (Botan. Ztg. 1855, Sp. 643 ff.) besonders Hegelmaier (loc. cit., p. 157 ff.).

Mit der Längsstreckung der inhaltsarmen Zellen in der oberen Region der Anlage vollziehen sich gleichzeitig weitere Vorgänge.

Von vornherein ist die Gewebeparthie um das absteigende Raphebündel kräftiger entwickelt. Das Bündel selbst liegt etwa vier bis fünf Schichten von der Samenanlage entfernt. Im unteren Winkel zwischen der inneren Pericarpwand und der Anlage wölben sich die Epidermiszellen der letzteren mehr oder weniger stark papillös hervor. Ueberschreitet man das Raphebündel nach dem oberen Theile der Embryonalhöhle hin, so beobachtet man eine Streckung der Zellen in der Richtung der Mikropyle, während sie dann weiter abwärts schräg oder senkrecht gegen letztere auswachsen. In der unmittelbaren Umgebung dieses Theiles der Embryonalhöhle behalten die Zellen eine Zeitlang ihre Theilungsfähigkeit, die aber bald, und zwar an verschiedenen Stellen verschieden früh erlischt. Hierdurch werden auffällige Emergenzen und faltenähnliche Protuberanzen gebildet, welche die obere Hälfte der Embryonalhöhle unregelmässig verengen, so dass dieselbe auf den Längsschnitten als ein zackig begrenzter Kanal erscheint (cfr. Taf. VII, Fig. 2 u. 4), in welchen sich der embryotragende Suspensorast erstreckt. Letzterer folgt jedoch nicht den Zacken und Buchten, obwohl er aus dünnwandigen, langgestreckten Zellen besteht. Nach der Mikropyle hin legt er sich unter leichter Krümmung der Rapheseite an, auf welcher sich die zackige Form des Kanals verliert und geht dann in den unmittelbar unter der früheren Mikropyle liegenden Knollentheil des Suspensors über. Letzterer zeigt jetzt bereits nach der Rapheseite hin die mit einem plasmareichen kleinzelligen Meristem abschliessende Zweiganlage, um welche das Gewebe mit Stärkemassen reich erfüllt ist (Taf. VII, Fig. 2 u. 3). Zur gleichen Zeit bildet sich hinter dem in der Mittelsäule des Fruchtknotens absteigenden Aste (wie es Wilson angegeben hat) ein Spalt, welcher zum Theil das Bündel selbst durchsetzt, von welchem aus man zahlreiche Tracheïdenenden isolirt in die Spalthöhle hineinragen sieht[1]).

---

1) Ein ähnliches Verhalten durch Spaltrisse freigewordener Tracheïden beschrieb neuerdings J. Schrenk in seiner Mittheilung „On the histology of the vegetative organs of Brasenia peltata Pursch.“ (Bull. of the Torrey botan. club, vol. 15, 1888.)

Hegelmaier scheint das Eindringen des inneren Appendix in diesen Bündelspalt nicht beobachtet zu haben. Seine Angaben beziehen sich nur auf die Zustände, in welchen der sehr kurze Fortsatz noch ganz von Parenchym umgeben ist[1]).

Bei vorgerückterer Samenreife fand ich seine Gestalt ähnlich wie die des freien dorsalen Auswuchses. Seine langgestreckten zartwandigen Zellen erfahren aber wellige Verkrümmung, sobald die Spitze des Appendix im Grunde des Spaltkanales auf Widerstand stösst, weil die intercalare Streckung noch längere Zeit in ihnen andauert (Taf. VII, Fig. 5).

Noch ehe sich der Placentarfortsatz völlig entwickelt hat, hören alle Wachsthumserscheinungen in dem bisher besprochenen oberen Abschnitte der Samenanlage auf. Es finden nur noch passive Formänderungen statt, und zwar in Abhängigkeit von der mächtigen Entwickelung der unteren Hälfte der Samenanlage. Diese Veränderungen machen sich zuerst dadurch bemerklich, dass der anfangs vertical von der Mikropyle nach der Chalaza absteigende obere Theil der Embryonalhöhle umsomehr nach der Raphe hin bogig gekrümmt wird, je weiter die Embryoentwickelung fortschreitet. Hat in ihm die Bildung der Protuberanzen stattgefunden, so liegt der Kanal schon fast horizontal.

Im nahezu reifen Samen ist diese Richtungsänderung noch viel auffälliger. Da nun während derselben die Gewebe auf der Dorsalseite stark gedehnt werden, so tritt ein Zusammendrücken der Zellen und bei der Samenreife unter Vertrocknen und Schrumpfen ein weitgehendes Obliteriren ein, wodurch der oben erwähnte Abschluss der Samenschale am Samenscheitel erfolgt. Die verschrumpfte Masse entbehrt natürlich jeder mechanischen Festigung und kann mit ziemlicher Leichtigkeit entfernt werden.

Viel wichtiger ist für die Samenentwickelung die Ausbildung der unteren, ausschliesslich der Chalaza angehörigen Hälfte der Samenanlage. Schon frühzeitig nimmt innerhalb dieser die embryonale Höhle die Gestalt einer sich mehr und mehr erweiternden Kugel an, welche mit halsartig verengtem Theile in den oben besprochenen

1) Hegelmaier sagt loc. cit., p. 163:
„Er steckt hier in einem Kanal, dessen Wandungen und Umgebung von einem mit Stärke strotzend gefüllten Gewebe gebildet werden.“
Man vergleiche hierzu auch die vom Autor gegebene Fig. 11 auf Taf. 9.

Suspensorkanal überführt. Der Abschluss dieser Höhle wird dadurch halsartig verengert, dass die letzte Protuberanz des Suspensorkanals lange Zeit durch die Theilungsfähigkeit ihrer Zellen vergrössert wird. Nach aussen hin grenzt sich dadurch das Chalazameristem flaschenförmig ab. Nach innen zu verengt sich aber der Suspensorkanal mehr und mehr, bis endlich die Protuberanz so weit hervorragt, dass sie nur noch dem embryotragenden Suspensorast den Durchtritt gestattet.

Diese Erscheinung ist von hoher Wichtigkeit; denn da die Mikropyle der Samenanlage gar keinen Zusammenhang mehr mit der Embryohöhle erkennen lässt und durch die Obliteration der ganzen oberen Hälfte der Anlage dem Samen an seinem Scheitel gar kein mechanischer Schutz geboten wird, so wird durch den Zusammenschluss der letzten Protuberanz ein Ersatz des sonst aus der Mikropyle hervorgehenden Samenmundes geschaffen. Man könnte hier also ohne Weiteres von einer secundären Mikropyle sprechen.

Die Zellen rings um dieselbe sind im Grossen und Ganzen parallel dem secundären Mikropylekanal gerichtet. Nahe demselben bleiben die Zellen lange Zeit plasmareich, und zur Reifezeit speichern sie eine gelbbraune Farbstoffmasse auf. Dadurch wird die ganze Scheitelparthie des Samens bezw. der hier liegenden Kotyledonenabschnitte mit einer Decke überzogen, von welcher ich annehmen möchte, dass sie dem Mangel einer mechanischen Festigung durch irgend welche schützenden Inhaltsstoffe abhilft.

Im reifen Samen ist die secundäre Mikropyle auf medianen Längsschnitten schon makroskopisch sichtbar. Sie erreicht mehr als einen Millimeter Länge. Gewöhnlich ist das Gewebe auf ihrer Rapheseite mächtiger entwickelt und höher hervorgewölbt, so dass der Samenmund schief abgeschnitten erscheint. Diese Beobachtung gewinnt noch dadurch Interesse, dass neuerdings von Hegelmaier das umgekehrte Verhalten bei Linumarten beobachtet wurde[1]). Bei diesen tritt eine partielle Abschnürung und Obliteration des Keimsackes, und zwar seiner unteren, die Antipoden umschliessenden Hälfte, ein.

---

1) Cfr. Fr. Hegelmaier, Ueber partielle Abschnürung und Obliteration des Keimsackes. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1891, p. 257 ff. und Taf. XV.

Bei Tropaeolum wird umgekehrt die obere Hälfte der Keimhöhle abgeschnürt. Besonders interessant ist mir der Vergleich von Tropaeolum mit Linum angustifolium Huds., L. grandiflorum Dess. und L. austriacum L., weil nach den von Hegelmaier gegebenen Abbildungen bei diesen Arten, wenn mir der Ausdruck gestattet ist, eine analoge „secundäre Mikropyle" entsteht (cfr. Taf. XV, Fig. 7, 9 u. 11).

Soweit die den Embryo aufnehmende Höhle reicht, zeigt das Chalazagewebe folgenden Bau:

Die Epidermis besteht aus kleinen inhaltsarmen, anfänglich auf den Schnitten quadratisch erscheinenden Zellen. Unter ihr liegen mehrere (fünf bis acht) Schichten dünnwandigen Parenchyms, in welchem das weiterhin zu besprechende Bündelsystem zur Entwickelung kommt. Die Zellen dieses Parenchyms füllen sich frühzeitig mit Stärke, welche bis kurz vor der Samenreife erhalten bleibt. Es entspricht diese Gewebeparthie der Holfert'schen Nährschicht. Unter ihr liegen sehr kleine plasmareiche Zellen, welche vier bis acht concentrisch die Embryonalhöhle umgebende Schichten bilden. Ihr Abschluss nach innen ist undeutlich, weil hier freie Endospermzellen aufliegen und ausserdem eine allmähliche Resorption der Innenschichten sich vollzieht.

Im reifen Samen sieht man die Oberhaut der die Hauptmasse des Samens ausmachenden Kotyledonen mit den Resten der obliterirten Schichten in Contact. Dann folgen gewöhnlich noch vier nicht der Obliteration anheimgefallene concentrische Schichten, welche sich vor dem Stärkeparenchym durch etwas stärker lichtbrechende Wände und ihren Farbstoffgehalt auszeichnen. Sie werden, besonders in den inneren drei Schichten, von einer röthlichen Farbstoffmasse gleichförmig erfüllt, doch erscheinen bisweilen auch einzelne Zellen dunkelroth bis chokoladenartig gebräunt (Taf. VII, Fig. 6). — In älteren Samen sind die Farbstoffmassen intensiv braunroth oder fast schwarz. Auch findet man hin und wieder die innersten Zellschichten farbstoffarm und auch die äussersten Schichten mit farblosen Zellen untermischt. Bei dieser Nachreifeerscheinung verliert sich allmählich der Stärkegehalt im Stärkeparenchym, so dass eine Beziehung zwischen Farbstoffbildung und dem Verschwinden der Stärke wahrscheinlich ist.

Die Oberhaut bleibt auch im völlig reifen Samen dünnwandig und farblos. Sie schmiegt sich der inneren Epidermis des Pericarps meist lückenlos an und kann dieselbe zum Theil zerdrücken. Mechanische Zellen werden weder im Pericarp[1]), noch in dem letztbesprochenen Theile der Samenschale entwickelt. Nichtsdestoweniger sind die Samen von Tropaeolum ausserordentlich hart, weil bekanntlich die Kotyledonen ausser reichem Stärkegehalt durch stark verdickte als Reservestoff fungirende Amyloidwände ausgezeichnet sind[2]).

In der vorangehenden Beschreibung habe ich absichtlich die während der Entwickelung der Samenanlage zum Samen sich vollziehenden Veränderungen des Bündelsystems nicht erwähnt, weil dieses eine besondere Besprechung erheischt. Während nämlich in der jugendlichen Samenanlage nur der in Fig. 1 gezeichnete einfache Raphestrang vorhanden ist, sieht man denselben bei der fortschreitenden Ausbildung, immer der Contour der Samenanlage folgend, um den Chalazascheitel herumwachsen und auf der Dorsalseite mikropylewärts wieder aufwärts steigen. Er stellt sein Aufsteigen erst dann ein, wenn er etwa in der Höhe der secundären Mikropyle angelangt ist. Während der Zeit, innerhalb deren die Ausbildung dieser Mikropyle stattfindet, zweigt sich in ungefähr gleicher Höhe vom absteigenden Raphestrange in horizontaler Richtung nach rechts und links je ein Seitenbündel ab. Diese beiden Seitenbündel wachsen, ebenfalls der Aussencontour der Anlage folgend, gegen das Ende des aufsteigenden Raphebündels hin; sie nähern sich also zangenartig einander, bis sie sich endlich zu einem horizontalen Bündelringe zusammengeschlossen haben. Von diesem aus zweigen sich nun feinere Bündelchen ab, jedoch ausschliesslich nach unten, in der Richtung nach dem Scheitel des Chalazatheiles hin. Diese Bündelchen gabeln sich bisweilen oder senden Anastomosenästchen aus wenigen Tracheiden und wenigen dünnwandigen Elementen nach den Nachbarbündeln hin ab, so dass schliesslich die ganze untere Hälfte der Samenanlage von einem complicirten Bündelsystem durchzogen wird, welches überall in un-

1) Das Pericarp ist in Folge dessen leicht zerreiblich.

2) Vergl. hierzu: R. Reiss, Ueber die Natur der Reservecellulose und über ihre Auflösungsweise bei der Keimung der Samen. Landw. Jahrbüch. v. Nathusius und Thiel, Berlin 1889.

gefähr gleicher Entfernung von der Samenepidermis in dem früher besprochenen stärkeführenden Parenchym verläuft.

Das ringförmige Bündel liegt beim reifen Samen ungefähr an der Stelle, wo das früher besprochene obliterirende, aus der oberen Hälfte der Samenanlage hervorgehende Gewebe beginnt. Auf diese Nervatur des Samens hat übrigens schon Le Monnier in seinen „Recherches sur la nervation de la graine[1])“ aufmerksam gemacht. Er hat aber nur die fertigen Zustände beobachtet und giebt deshalb wohl an, dass bei Tropaeolum überhaupt keine Raphe vorhanden sei. Den von mir als Raphebündel bezeichneten Strang, welcher keinerlei Seitenzweige nach aufwärts abgiebt, hält er offenbar für gleichwerthig mit den beiden zangenartig verlaufenden horizontalen Zweigen. Der gemeinsame durch den Funiculus in die Mittelsäule des Fruchtknotens ausbiegende Theil des Raphebündels ist beträchtlich stärker. Auf dieser Beobachtung beruht jedenfalls die folgende Aeusserung Le Monnier's:

„A son entrée dans le spermoderme, le faisceau du funicule se divise en deux branches horizontales qui forment un collier autour de la base des cotylédons.“

Es ist aber zweifellos dieses „collier“ eine nachträgliche Bildung.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Den vorangehend erörterten Untersuchungen lag die Absicht zu Grunde, die Kenntniss der histogenetischen Beziehungen zwischen den Geweben, bezw. den Organen der Samenanlage und den Gewebeschichten der reifen Samenschalen mit einem kleinen Beitrage fördern zu helfen. Die Lösung der hiermit verknüpften Fragen musste naturgemäss an die übliche Unterscheidung von Samenanlagen mit nur einem Integumente und von solchen mit zwei Integumenten anknüpfen. Dementsprechend mögen die Ergebnisse der Untersuchungen eine Sonderung nach diesem Gesichtspunkte erfahren, umsomehr, als sich dieselbe auch für die Beurtheilung der Samenschale als berechtigt erweist.

1) Cfr. loc. cit., t. 16, p. 277.

Die von mir beobachteten aus „monochlamydischen“ Anlagen hervorgehenden Samen stimmen sämmtlich — und es dürfte dies einer durchgreifenden Regel entsprechen — darin überein, dass das Integument von vornherein eine mächtige Entwickelung gegenüber dem Nucellus erfährt. Es gilt dies in gleicher Weise für die hängend epitropen Samenanlagen der Convolvulaceen. In beiden Fällen ist der Nucellus minimal entwickelt, in beiden wird er ausserordentlich frühzeitig durch den unmittelbar unter der Kernwarze liegenden Embryosack resorbirt, und in beiden Fällen weist auch ein langer, enger Mikropylekanal dem Pollenschlauche den Weg zur Eizelle. Zur Zeit der Befruchtung ist vom Nucellus kaum eine Spur erhalten; die Samenschale muss also lediglich aus dem Integumentgewebe hervorgehen. In den untersuchten Fällen wird aber — und auch dies scheint wiederum eine durchgreifende Regel für monochlamydische Anlagen zu sein — nur ein Theil des Integuments für die Bildung der Samendecke herangezogen. Die Mehrzahl der Zellschichten wird von innen her durch das zur Ausbildung kommende Nährgewebe verzehrt. Nur die Wandreste werden unter Zerdrückung der Zelllumina zu einem fast unkenntlichen papierartigen Häutchen zusammengepresst. Der widerstandsfähige, die eigentliche Samenschale darstellende peripherische Integumentrest beschränkt sich bei Ipomoea auf drei bis vier Gewebeschichten, deren innerste durch ihre palissadenartige Ausbildung dem Samen den nothwendigen mechanischen Schutz gewährten. Bei den Umbelliferen liegt die weitestgehende Resorptionserscheinung des Integumentes vor. Hier bleibt nur die äussere Epidermis desselben als Samenschale erhalten. Nach der biologischen Seite ist diese morphologische Thatsache leicht verständlich, weil den Umbelliferensamen durch das sie dauernd umhüllende Pericarp ein genügender Schutz erwächst[1]).

Beachtenswerth erscheint mir auch die Thatsache, dass bei den Umbelliferen und bei den Convolvulaceen auf der Rapheseite ein mehr oder minder beträchtlicher Parenchymrest in der Umgebung des Raphebündels erhalten bleibt, welcher bei Ipomoea

1) Nichtsdestoweniger halte ich es für wenig empfehlenswerth, nach dem Vorbilde von Haberlandt und Marloth, unter einseitiger Betonung der Schutzmittel der Samen, jeden Unterschied zwischen Samenschale und Pericarp ausser Acht zu lassen.

während der Samenentwickelung als ein weit in das Sameninnere vorspringendes Septum auftritt, durch welches selbst die Kotyledonen des Keimlings in ihrer Ausgestaltung auffällig beeinflusst werden. Bei den Umbelliferen steht hiermit nur die Ausgestaltung des Endospermkörpers in Beziehung. In allen untersuchten Fällen tritt aber die Wechselbeziehung zwischen der Erhaltung des Parenchymrestes und der Ausbildung des Systems der Raphebündel in den Vordergrund, ein Punkt, welcher sich einer besonderen Untersuchung empfiehlt.

Die „dichlamydischen" Samenanlagen zeigen bezüglich der Bildung der Samenschale noch mannigfaltigere Unterschiede. Ihr äusseres Integument entwickelt sich mit wechselnder Schichtenzahl. Dasselbe ist bei Oenothera ursprünglich dreischichtig, bei Aesculus und Tropaeolum hingegen treffen wir es vielschichtig. Nach der Befruchtung erfährt die Schichtenzahl bei Oenothera durch intercalare Theilungen eine vorübergehende Vermehrung, während bei Aesculus ein ausgiebiges Dickenwachsthum eintritt[1]).

Aehnlich sind die Variationen des inneren Integumentes. Bei Oenothera zeigt es die minimale Dicke; hier ist es zweischichtig, besteht also nur aus äusserer und innerer Epidermis. Mehrschichtig ist das innere Integument bei Aesculus und vielschichtig bei Tropaeolum. Diese mannigfaltige Ausbildung des inneren Integuments der dichlamydischen Anlagen ist insofern beachtenswerth, als nach den Angaben derjenigen Forscher, welche sich mit der Entwickelungsgeschichte der Samenanlagen beschäftigt haben, das innere Integument ausschliesslich aus dem Dermatogen des Ovularhöckers hervorgeht. Diese Auffassung vertreten unter anderen Barcianu[2]), Hanstein[3]), Schmitz[4]), Warming[5]) und Strasburger[6]).

---

1) Ganz unabhängig hiervon ist natürlich die event. später eintretende Obliteration gewisser Zellschichten des äusseren Integumentes.

2) Barcianu, Blüthenentwickelung der Onagraceen in Schenk u. Luerssens Mittheil., Bd. II, p. 81.

3) Hanstein und Schmitz, Entwickelungsgeschichte der Blüthen einiger Piperaceen. Bot. Ztg. 1870, Sp. 40.

4) Fr. Schmitz, Die Blüthen-Entwickelung der Piperaceen. Hanstein's Botan. Abhandl., Bd. II, Heft 1, p. 26, Bonn 1872.

5) E. Warming, De l'ovule. Ann. scienc. nat., 6. série, t. 5, p. 178.

6) Ed. Strasburger, Coniferen und Gnetaceen. Jena 1872, p. 420.

Im Laufe der Samenentwickelung können nun dieselben Erscheinungen wie in dem äusseren Integumente Platz greifen. Bei Oenothera bleibt dasselbe dauernd zweischichtig. Bei Aesculus tritt die Obliteration zu einem papierdünnen Häutchen ein und nur an der Mikropyle bleibt die Zellstructur des inneren Integumentes dauernd erhalten.

Auch der Nucellus der dichlamydischen Anlagen verhält sich von Fall zu Fall verschieden. Er verschwindet frühzeitig, verdrängt durch den Embryosack oder die grosse Embryonalhöhle, wie bei Aesculus, oder er verschwindet erst spät, wie bei Oenothera. Bei dieser bleibt die epidermale Schicht nicht selten ziemlich deutlich erhalten, doch kann auch sie der Obliteration bis auf die zerdrückten Wandreste anheimfallen.

Bei Tropaeolum gehen äusseres und inneres Integument und selbst das Nucellargewebe frühzeitig zu Grunde, und dieser Fall leitet uns unmittelbar zur Betrachtung des Chalazatheiles über.

Von besonderem Interesse ist die vergleichende Betrachtung des Chalazagewebes, besonders soweit dasselbe mit der Ausgliederung des Raphebündels in Beziehung steht. Bei Oenothera markirt sich nur eine kleine Zellgruppe zwischen dem Ende des Raphebündels und dem Grunde des Nucellus durch ihren Plasmareichthum. Bei Aesculus entspricht dieser Gruppe die Gewebeparthie unter der verbreiterten Basis des Nucellus, welche von den Auszweigungen des Raphebündels umschlossen wird.

Bei Tropaeolum verschwindet der Nucellus, sowie der basale Theil des inneren Integumentes bis auf den unscheinbaren Mikropylerest so frühzeitig, dass zur Zeit der Empfängnissreife die Samenanlage nur noch am Scheitel ihren dichlamydischen Charakter verräth. Im Uebrigen besteht sie ganz und gar aus einem mächtigen plasmareichen Chalazagewebe, dessen Ausbildung wiederum mit der Entwickelung des Raphebündels und seiner Verzweigungen in engster Wechselbeziehung steht.

Handelt es sich nun um die Frage, woraus schliesslich die Samenschale der reifen Samen hervorgeht, sofern eine dichlamydische Anlage den Ausgangspunkt bildete, so ist dieselbe dahingehend zu beantworten, dass sich beide Integumente oder eines derselben und in seltenen Fällen keines von beiden betheiligen. Bei Oenothera bleiben beide Integumente mit allen ihren Schichten dauernd er-

halten, während bei Aesculus die lederige Samenschale ausschliesslich als Product des äusseren Integumentes zu betrachten ist. Bei Tropaeolum leitet sich die Testa aus den äusseren Schichten der Chalaza her. Sie liefert mithin einen ähnlichen Fall, wie ich ihn bereits für Ricinus beschrieben habe [1]); denn auch bei Ricinus ist der weitaus grössere Theil der Palissadenschicht und des Innenhäutchens aus dem Chalazatheile hervorgegangen.

Zum Schlusse meiner Ausführungen sei es mir gestattet, noch auf einige der Specialergebnisse meiner Untersuchung hinzuweisen.

Für Ipomoea wurde die Abgrenzung des Nucellus, der Verlauf und die Ausbildung der Mikropyle, die Bedeutung des medianen Septums und das Vorhandensein eines Obturators, sowie die Aufklärung seiner Function erbracht.

Die Entwickelungsgeschichte der Samen von Aesculus Hippocastanum L. fand eine besondere Berücksichtigung. Die Insertions- und Krümmungsverhältnisse der Anlagen, über welche die systematischen Werke allerwärts irrthümliche Angaben verbreiten, wurden berichtigt. Auch für die Entstehung der Wurzeltasche von Aesculus konnte die erwünschte Aufklärung gegeben werden.

Den bisher bekannten Fällen der partiellen Obliteration der Keimhöhle wurde ein weiterer (Tropaeolum) zugesellt, welcher insofern principiell wichtig ist, als er die Möglichkeit einer Obliteration der oberen Hälfte der Keimhöhle zeigt.

1) Cfr. l. c., p. 14 ff.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Fig. 1—3. Foeniculum capillaceum Gilib.

Fig. 1. Median geschnittene Samenanlage. Vergr. 80 mal.

Fig. 2. Ein Entwickelungszustand der anatrop werdenden Anlage. Vergr. 80 mal.

Fig. 3. Querschnitt durch ein reifes Theilfrüchtchen. Vergr. 25 mal. p = Pericarp. i = innere Epidermis desselben. t = Samenschale, zum grösseren Theile Epidermis des Integumentes. r = Raphebündel. end. = Endosperm.

Fig. 4—15. Ipomoea purpurea L.

Fig. 4. Samenanlage aus einer jungen Blüthe vor der Anthese. Vergr. 140 mal. obt. = Obturator.

Fig. 5. Samenanlage mit embryonaler Anlage. Vergr. 25 mal. obt. = Obturator. m = Mikropyle, mit Gummimassen verstopft. s = Suspensor. e = Embryonalkugel. v = Aussenfläche. d = Rückenkante. r = Raphebündel.

Fig. 6. Halbreifer Same, median halbirt. Vergr. 15 mal. s = Septum. r = Raphebündel. m = Mikropyle (Anfang). w = Keimwürzelchen. pl = Plumula. cot. = Kotyledonen. end. = Schleimendosperm.

Die Pfeile 7—10 deuten die Schnittrichtungen für die Fig. 7—10 an.

Fig. 7—10. Querschnittsbilder aus halbreifen Samen, entsprechend den Pfeilrichtungen in Fig. 6. Vergr. Fig. 7—9 10 mal; Fig. 10 15 mal. t = junge Samenschale. end. = Schleimendosperm. cot. = Kotyledonen. s = Septum. w = Keimwürzelchen. g = Rest der Gewebebrücke.

Fig. 11. Querschnitt durch den unteren Theil des Fruchtknotens einer Blüthenknospe. Vergr. 40 mal. p = Fruchtknotenwandung. l = Leitgewebe des Griffels. obt. = Obturator. g = Gewebebrücke. m = Mikropyle in stärkereichem Gewebe.

Fig. 12. Längsschnitt durch die Aussenfläche eines jungen Samens. Vergr. 450 mal. ep. = Epidermis. 1 und 2 = Schichten, aus welchen vorzugsweise die Palissaden gebildet werden. 3 = Grenzschicht des Stärkeparenchyms.

Fig. 13—15. Längsschnitt durch die äussersten Schichten der Seitenfläche eines halbreifen Samens mit verschiedener Ausbildung der Palissaden. Vergr. 230 mal. In allen Figuren ist ep = Epidermis.

1. = Erste hypodermale Schicht. Dieselbe bleibt streckenweise dünnwandig, bald wird sie zu einer Palissadenschicht. Der Uebergang ist bald unvermittelt, bald ein allmählicher.
2. = Zweite hypodermale Schicht. Sie wird durchweg zur Palissadenschicht. In Fig. 13 sind ihre Zellen quergetheilt.
3. = Dritte Schicht unter der Epidermis. Sie gehört entweder dem Stärkeparenchym an oder sie wird streckenweise zur Palissadenschicht, besonders dann, wenn die Schicht dünnwandig bleibt.

Tafel V.

Fig. 1—4. Ipomoea purpurea L.

Fig. 1. Schnitt durch die Samenschale in der Nähe des Nabels, unterhalb des Eintritts des Raphebündels in den Samen. Vergr. 200 mal. ep = Epidermispapillen, zum Theil zu Haaren ausgewachsen und quergetheilt.

Fig. 2. Medianer Längsschnitt durch die Innenfläche eines halbreifen Samens mit dem Mikropyle-Eingang. Vergr. 400 mal.

Fig. 3. Querschnitt durch die Uebergangsregion zwischen Aussen- und Innenfläche. Bei a die Abrissstelle der Gewebebrücke. Vergr. 140 mal.

Fig. 4. Oberflächenbild einer nicht palissadenartig entwickelten Parthie der hypodermalen Schicht. Die Mutterzellen sind durch annähernd parallele wellige Wände getheilt. Vergr. 450 mal.

Fig. 5. Ipomoea sibirica Jacq.

Längsschnitt durch die reife Samenschale. Vergr. 400 mal. ep = Epidermis mit grossen flaschenförmigen Papillenzellen. Schicht 1 schwach verstärkt. Schicht 2 als Palissadenschicht mit Lichtlinie entwickelt.

Fig. 6—8. Oenothera biennis L.

Fig. 6. Längsschnitt durch die Randparthie einer Samenanlage. Vergr. 600 mal. a = Dreischichtiges äusseres Integument. b = Zweischichtiges inneres Integument. c = Nucellargewebe.

Fig. 7. Querschnitt durch eine entwickelte Samenanlage. Vergr. 140 mal. a = Aeusseres Integument. i = Inneres Integument. n = Nucellus. em = Embryosack. r = Raphebündel.

Fig. 8. Querschnitt durch den reifen Samen. Vergr. 50 mal. a = Aeussere Samenschale (äusseres Integument). i = Innere Samenschale (inneres Integument der Anlage). cot. = Kotyledonen. kr = Krystallschicht.

Tafel VI.

Fig. 1—10. Aesculus Hippocastanum L.

Fig. 1. Querschnitt durch den unteren Theil eines jugendlichen Fruchtknotens mit den drei apotrop gekrümmten Anlagen. Vergr. 16 mal.

Fig. 2. Querschnitt durch den oberen Theil desselben Fruchtknotens. Derselbe zeigt die drei oberen, epitrop gekrümmten Anlagen angeschnitten; die Septen des Fruchtknotens sind getrennt. Vergr. 16 mal.

Fig. 3. Median geschnittene, epitrope Samenanlage. Vergr. 25 mal. Die Pfeile a, b, c deuten die Schnittrichtungen an, durch welche die in Fig. 2 mit a, b, c bezeichneten Bilder der Anlagen hervorgerufen werden.

Fig. 4. Transversal angeschnittenes Fruchtfach mit den median getroffenen Samenanlagen. Vergr. 15 mal.

Fig. 5—7. Verschiedene Phasen der Krümmung und der Ausbildung der Embryonalhöhle. Vergr. 15 mal. m = Mikropyle. w = Tasche des Keimwürzelchens.

Fig. 8. Querschnitt durch die reife Samenschale. Vergr. 400 mal. ep = Epidermis.

p_1 = dickwandiges
p_2 = lückenreiches } Parenchymgewebe.
p_3 = zartwandiges

Fig. 9. Oberflächenschnitt durch die Epidermis der reifen Samenschale. Vergr. 160 mal.

Fig. 10. Oberflächenschnitt durch das lückenreiche Parenchymgewebe der Samenschale. Vergr. 160 mal.

Tafel VII.

Fig. 1—6. Tropaeolum majus L.

Fig. 1. Samenanlage zur Zeit der Empfängnissreife. Vergr. 40 mal. a = Aeusseres Integument. i = Inneres Integument. em = Embryosack. Die Eizelle und die Synergiden liegen in demselben der Mikropyle m an.

Fig. 2. Befruchtete Samenanlage. Vergr. 40 mal. m = Mikropyle. emb. = Embryo, dessen Suspensor in das äussere Anhängsel, app. ext., und das innere Anhängsel, app. int., ausgewachsen ist. sp = Spaltriss im absteigenden Ast des Raphebündels. st = stärkereiches Gewebe.

Fig. 3. Das innere, gegen den Spalt des Raphebündels wachsende Suspensoranhängsel. Vergr. 140 mal. mer. = Scheitelmeristem.

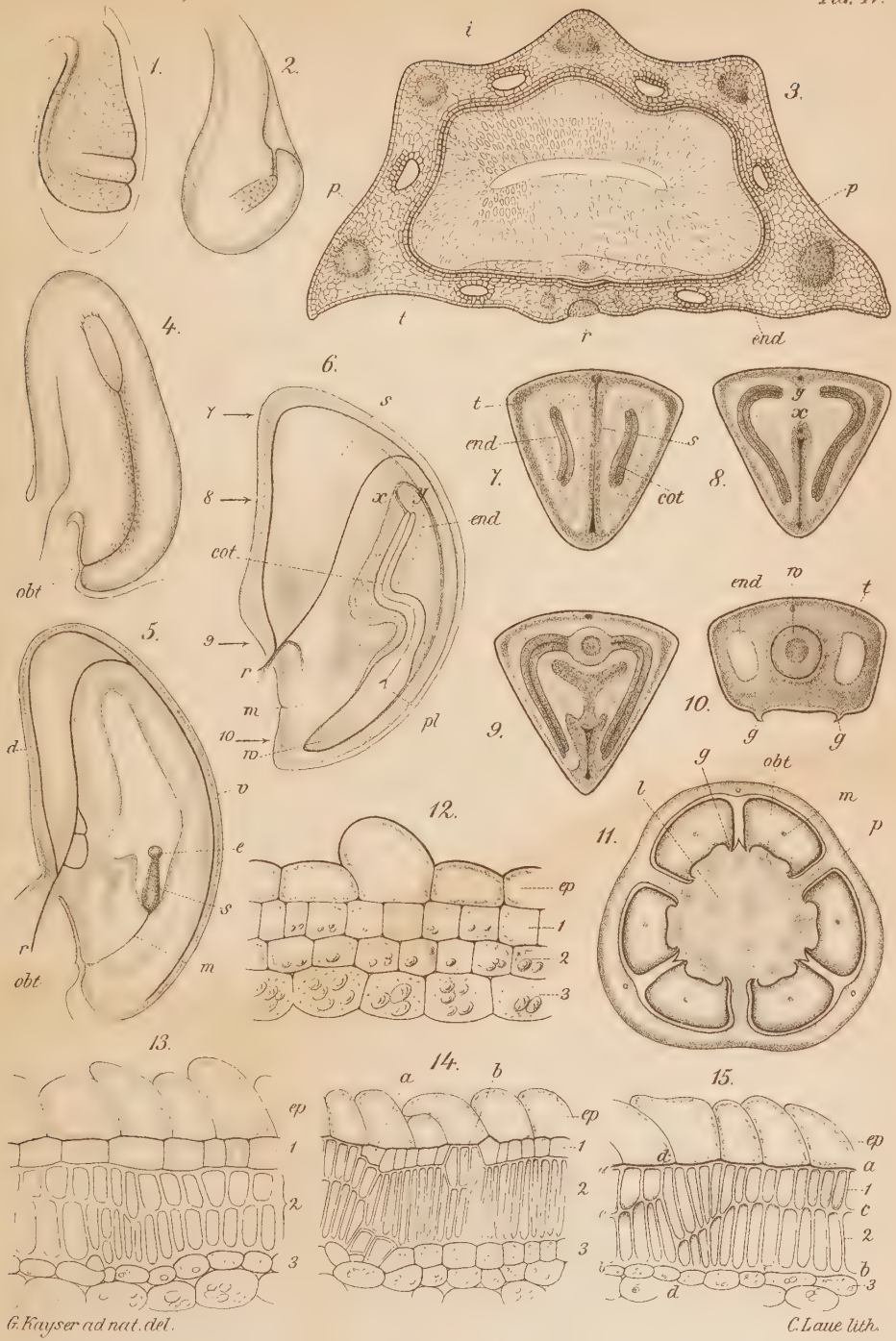
Fig. 4. Junger Same. Vergr. 20 mal. Papillöse Ausbildung der Suspensorzellen an der Hypophyse des Keimlings. Die sehr verkürzte Keimaxe trägt zwei stark entwickelte Kotyledonen.

m_1 = Ort der Mikropyle der Anlage.
m_2 = Secundäre Mikropyle.

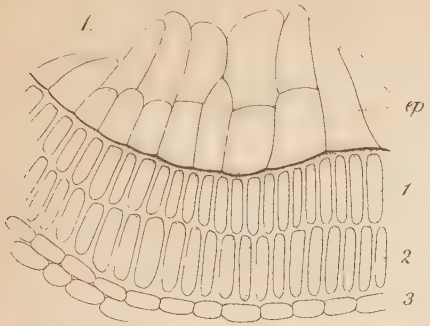
Fig. 5. Fast reifer Same, vom Pericarp umschlossen. Vergr. 10 mal. p = Pericarp. t = Samenschale. r = Raphebündel. cot. = Kotyledonen.

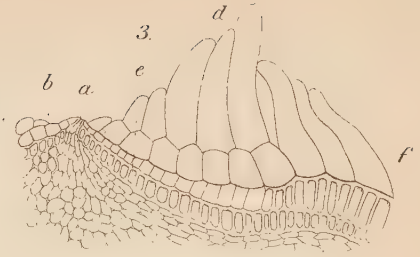
app. ext. = Aeusseres Anhängsel
app. int. = Inneres Anhängsel } des Suspensors.

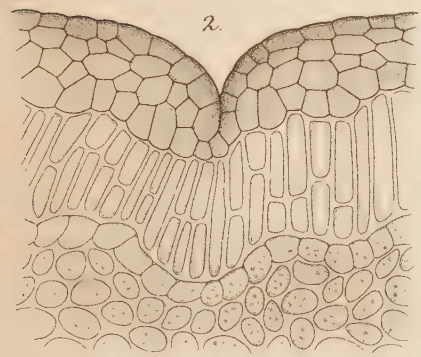
Fig. 6. Fast reife Samenschale. Vergr. 160 mal. Die innersten Schichten speichern Farbstoffe auf, die mittleren verlieren ihren Stärkegehalt. ep = Dünnwandige Epidermis.

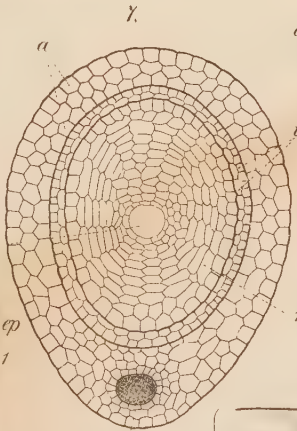


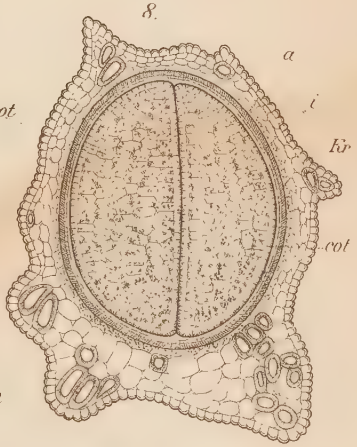
G. Kayser ad nat. del. C. Laue lith.

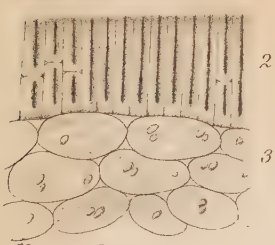


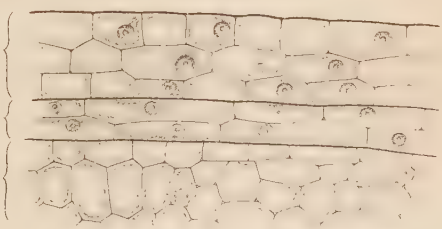




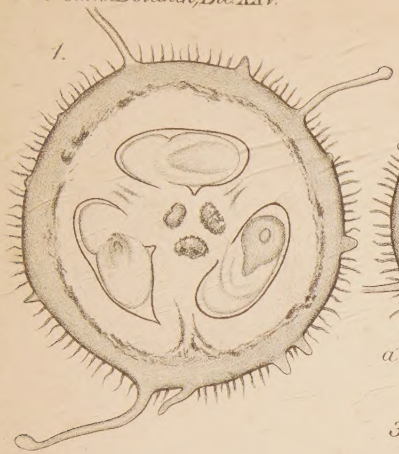


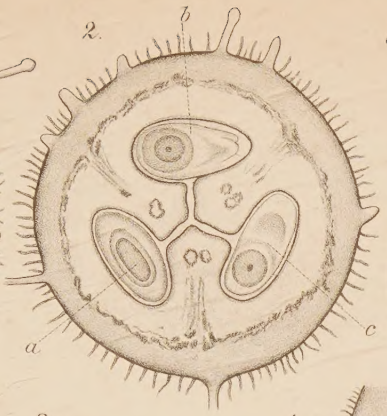


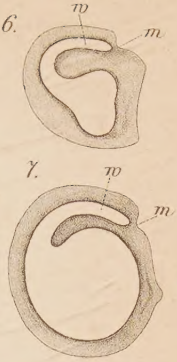


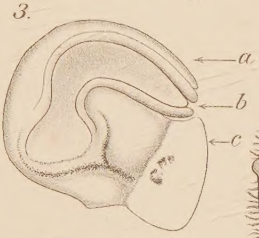


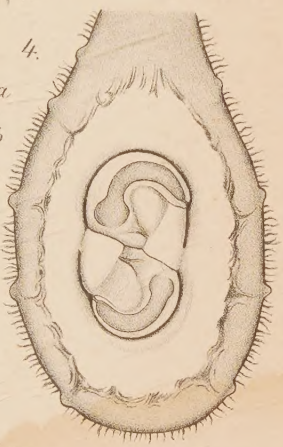
6. Kayser ad nat. del. C. Laue lith.

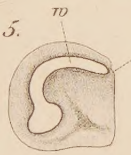




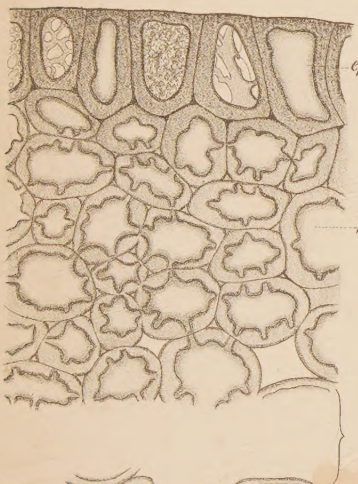




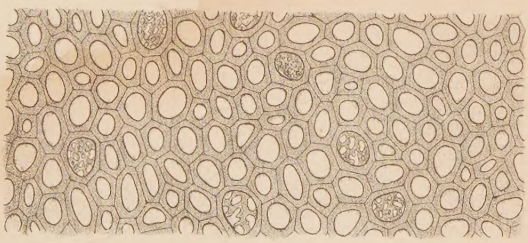




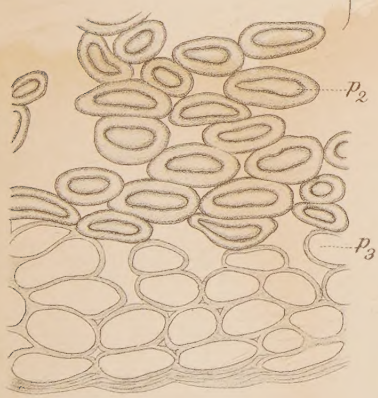
8.

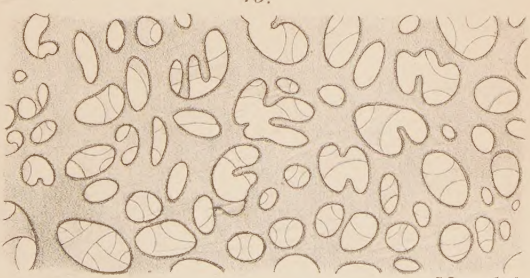


9.



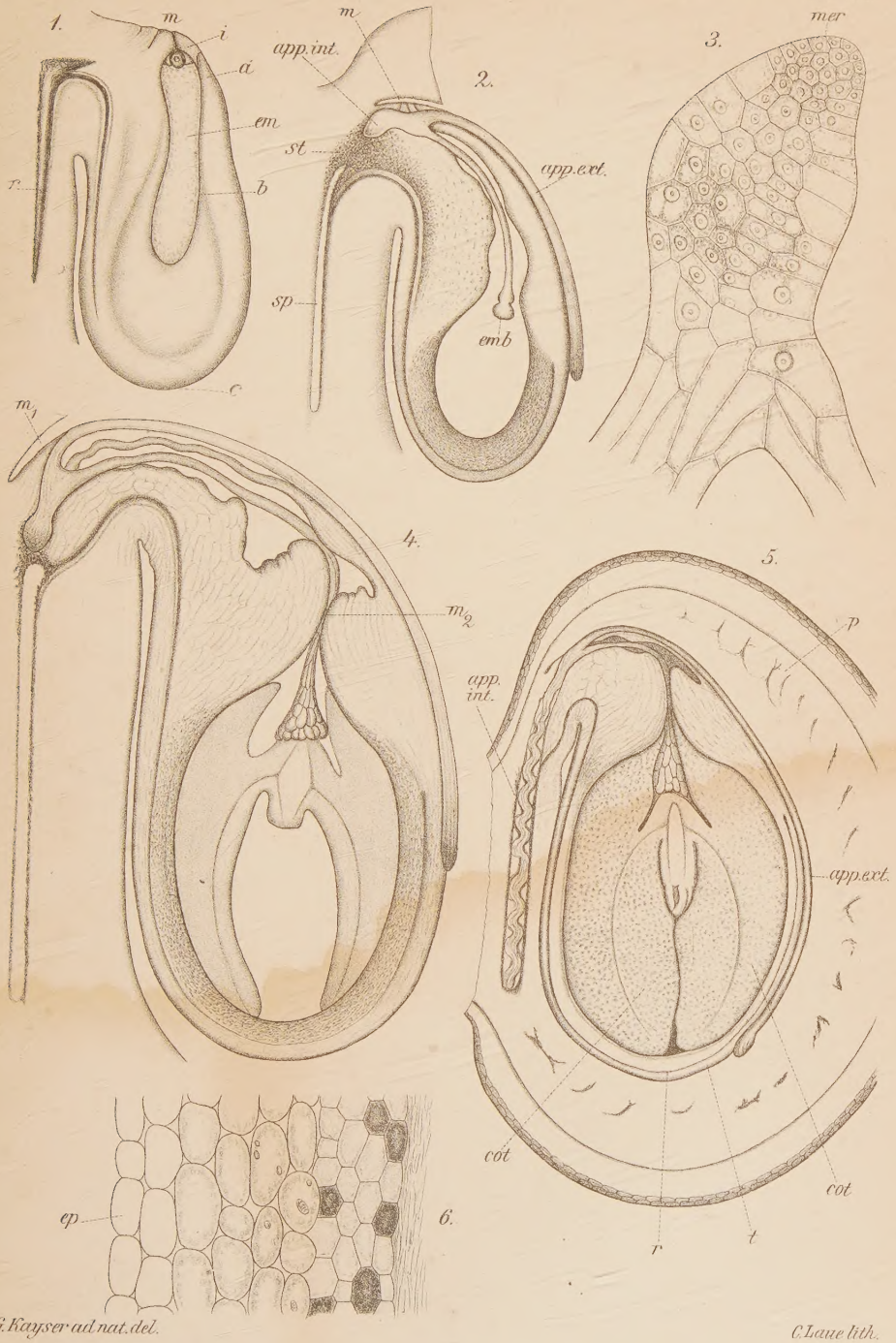
10.





G. Kayser ad nat. del.

C. Laue lith.



G. Kayser ad nat. del.

C. Laue lith.